Sitzungsber. Abt. I (1997) 204: 3–38

Sitzungsberichte
Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse Abt. I
Biologische Wissenschaften und Erdwissenschaften

Über Organisation und Stammesgeschichte der Nemertinen – eine Untersuchung basierend auf kritischen Überlegungen zur Theorie der Stammesgeschichtsforschung

Von

W. SENZ

(Vorgelegt in der Sitzung der math.-nat. Klasse am 20. März 1997
durch das w. M. Heinz LÖFFLER)

Summary

Due to the fact that the phylogenetic analysis must consider the body plan of a taxon as an integrated entirety (= systems unit), the intra-organismal direction-giving factors are considered to be essential in evolution. The Zentralraum is identified as the principle factor defining the systems character of the taxon Nemertini. Arguments are provided that the nemerteans stem from turbellariomorphic ancestors.

Einleitung

Soweit bekannt ist die erste schriftliche Erwähnung einer Nemertine jene des schwedischen Erzbischofs Olaus Magnus aus dem Jahre 1555 (CEDHAGEN & SUNDBERG 1986). Eine umfassende wissenschaftliche Beschäftigung setzt aber erst um die Mitte vorigen Jahrhunderts ein mit SCHULTZE (1851, 1853).

Zunächst wurden die Nemertinen entweder als acoelomate Bilateria aufgefaßt und den Platyhelminthen zugerechnet (Turbellariomorpha-

Theorie), oder als coelomate Bilateria verstanden und den Anneliden zugerechnet (Coelomata-Theorie) (für die wenigen Ausnahmen hiervon siehe BÜRGER 1895). In dieser Anfangszeit war die Turbellariomorpha-Theorie die eindeutig dominierende Theorie (vgl. DIESING 1850, KEFERSTEIN 1862, OERSTED 1844, SCHULTZE 1851). Während der letzten Jahrzehnte des 19. Jahrhunderts gewann die Coelomata-Theorie unter dem Einfluß der Keimblätter-Theorie (HERTWIG & HERTWIG 1882) stark an Einfluß. Zur Jahrhundertwende verlor sie diesen wieder aufgrund der Arbeiten BÜRGERS (1895, 1897–1907) (vgl. BERGENDAL 1900, COE 1905, WIJNHOFF 1910, 1912, 1913, 1914).

Während der folgenden Jahrzehnte wurde der Frage der stammesgeschichtlichen Herkunft der Nemertinen kaum wissenschaftliche Aufmerksamkeit geschenkt (beinahe einzige Stellungnahme: FRIEDRICH 1935). Diese Situation änderte sich zu Beginn der 80er Jahre (BARTOLOMAEUS 1985, 1988, JESPERSEN & LÜTZEN 1988a,b, KLINE et al. 1985, NIELSEN 1985, RIEGER 1986, RISER 1988, 1989, 1993, SALVINI-PLAWEN 1978, 1980a, b, SIEWING 1980, TURBEVILLE 1986, TURBEVILLE et al. 1992, TURBEVILLE & RUPPERT 1985). Natürlich besitzt diese rezente Periode der Nemertinenforschung ihren eigenen Argumentationstyp, doch behandelt dieser immer noch die von Anbeginn an gegebene Frage: „We end where we began, recognising and affirming the systematic position of nemertines as intermediate between the turbellarian and full blown coelomate grades of organisation“ (TURBEVILLE & RUPPERT 1985: 68).

1. Eine theoretische Vorbemerkung

Die Ausführungen in der Einleitung beachtend kann von einer Stagnation in der Nemertinen-Forschung gesprochen werden. Diese läßt sich in der systematischen und phylogenetischen Diskussion der einzelnen Nemertinen-Taxa wiederfinden, wie z.B. die konträren Rekonstruktionen der Stammart des Taxons Pelagica (Hoplonemertini) von BRINKMANN (1917) und STIASNY-WIJNHOFF (1923a) zeigen. Zudem unterscheidet COE (1954) innerhalb der Pelagica 45 Gattungen, die er in 11 Familien anordnet, während KOROTKEVITSCH ein Jahr später 8 Gattungen unterscheidet und in 3 Familien anordnet. GIBSONS (1988: 70) Beurteilung dieser Divergenz ist ebenso bezeichnend: „COE's classification appears to be more logical“.

Das Ausmaß des skizzierten Problems zeigt, daß es nicht bloß darauf rückgeführt werden kann, daß die Nemertinen traditionell zu den von der Wissenschaft wenig beachteten Tiergruppen gehören. Es scheint daher angebracht, vor der phylogenetischen Analyse theoretische Grundlagen zu betrachten.

Seit geraumer Zeit halten jene Methoden in die Nemertinen-Forschung Einzug, die allgemein in der Systematik und Phylogenie herangezogen werden, um den subjektiven Charakter ablegen zu können, der der qualitativen Analyse anatomischer Strukturen im Sinne der remaneschen Homologie-Kriterien anhaftet. Primär handelt es sich hierbei um phylogenetisch systematische und molekularbiologische Methoden. Aus der Sicht des Autors stellt sich die Frage, ob mit der hierdurch angestrebten Objektivierung das Kernstück der sicherlich zu erbringenden Neuorientierung vorliegt (vgl. SENZ 1996a–c).

Die traditionelle Phylogenie und Systematik basiert auf Aussagen wie z.B. jener BARTOLOMAEUS' (1985: 81):

„In Gnathostomulida and Plathelminthes each cilium of the terminal cell [des Protonephridiums] possesses only one ciliary rootlet which corresponds to the caudal ciliary rootlets of the motile epidermal cilia (...). This conformity of the ciliary structures in Nemerteans, Plathelminthes and Gnathostomulida allows only one conclusion: the protonephridia evolved only once in the stem lineage of the Bilateria from the ectodermal cells by reduction of the rostral ciliaryrootlet".

Es werden also spezielle Strukturen einzelner Taxa unvermittelt miteinander verglichen. Die Berechtigung hierzu wird daraus abgeleitet, daß es letztlich die einzelne Struktur als solche ist, die in dem Zusammenspiel von Mutation (sowie Rekombination, genetische Drift) und Umwelt-Selektion zwar abgewandelt, als solche aber erhalten bleibt. Dabei wird vorausgesetzt, daß der Bauplan die Summe dieser Strukturen ist; also das Ergebnis eines Prozesses, dessen materiale Basis lediglich die einzelnen Strukturen umfaßt, wie sie phänotypisch ausgebildet (und als solche genetisch codiert) sind. Dies bedeutet, daß die organismische Organisation über keine Ebene verfügen soll, die ein höheres integratives Niveau darstellt, als es durch die Ebene der phänotypischen Strukturen gegeben ist, und die über eine materiale Basis verfügt, derart, daß ihr konstituierende Bedeutung für die Ausbildung der phänotypischen Ebene zukommt. Die Beachtung funktioneller Zwänge und pleiotroper Genwirkungen in der traditionellen Position bedeutet lediglich, daß sie ihre Konzeption der phänotypischen Ebene differenzierter gestalten kann. Nicht aber bedeutet dies, daß diese Ebene nicht mehr als einzig existierendes integratives Niveau der organismischen Organisation angesehen wird, dem die Fähigkeit zukommt strukturelle Alternativen auszubilden, an denen die natürliche Selektion angreifen kann.

Auch in der phylogenetischen Systematik und der an der Molekularbiologie orientierten Systematik (so wie sie gegenwärtig konzipiert sind !) herrscht diese Annahme bezüglich des Bauplans vor (vgl. SENZ 1996b,c). Bei SUNDBERG (1993: 105–111) ist daher zu lesen:

„Hitherto, most classifications have been based on arbitrary recognition of ‚important' characters, or character combinations of characters, chosen to be constant within and between groups. characters are excluded on questionable a priori grounds [in der traditionellen Systematik] Hypotheses can only be substantiated through complete set of characters, and by objective analyses carried out as unbiased as possible [sensu phylogenetische Systematik]".

Insofern also die phylogenetische Systematik und Molekularbiologie Objektivierung unter Beibehaltung des traditionellen Verständnisses des Bauplans zu erreichen versuchen, können beide Positionen als Radikale der traditionellen Position bezeichnet werden.

Folgender Exkurs soll zeigen, daß dieses Verständnis des Bauplans einen Reduktionismus bedeutet, dessen Behebung den eigentlichen Kern einer Neuorientierung ausmachen sollte. Im Zentrum dieses Exkurses steht die Frage, ob für den evolutiven Wandel intra-organismische richtunggebende Mechanismen von Bedeutung sind oder nicht. Treten nämlich derartige Mechanismen auf, so kommt dem Bauplan (wie gezeigt werden soll) der Status eines integrativen Niveaus zu, das über eine eigene, die phänotypische Ebene konstituierende, materiale Basis verfügt.

Den Vorstellungen bezüglich des Bauplans in der traditionellen Systematik und Phylogenie (sowie ihren Radikalen) entspricht die strikte Ablehnung richtunggebender intra-organismischer Mechanismen im Neo-Darwinismus (hiermit sind alle Positionen gemeint, die die Existenz dieser Faktoren ablehnen). Der Neo-Darwinismus muß daher genauer betrachtet werden:

Ein wesentliches Problem der Evolutionsforschung besteht darin, wie im evolutiven Wandel die Kohäsion der organismischen Organisation (und der Population) aufrecht erhalten wird. RENSCH (1980: 288) bringt diesbezüglich die Grundhaltung des Neo-Darwinismus wie folgt zum Ausdruck:

„However, he [REMANE 1939] failed to recognize that new types of anatomical constructions and new organs normally come about by a series of different mutations, or new gene combinations, and that each individual and each population is subjected to a series of manifold selection tests during the whole life cycle. Both facts together guarantee an always harmonious structure and make coadaptation understandable"

Innerhalb des Neo-Darwinismus wird unterschiedlich bewertet, inwieweit diese ‚manifold selection tests' eine Einschränkung des opportunistischen Charakters der Evolution aufweisen. Hierbei wird regelmäßig auf das Auftreten von Merkmalsmustern verwiesen, die, statt eines jeden Merkmals für sich, der natürlichen Selektion ausgesetzt sind (vgl.

HAMBURGER 1980, DEJONG & SHARLOO 1988, WAGNER 1983, 1988a, b). Das Auftreten dieser Muster soll verständlich werden lassen, wie die Kohäsion der organismischen Organisation trotz ihrer Komplexität im evolutiven Wandel aufrecht erhalten bleiben kann. Den Merkmalsmustern wird primär eine stabilisierende Funktion zugeschrieben (HAMBURGER 1980), womit zusammenhängt, daß die Musterbildung zwar zu intra-organismischen Mechanismen führt, diese aber das Produkt der natürlichen Selektion sind, also der Umwelt-Selektion. Hingegen wird abgelehnt, daß intra-organismische Mechanismen auftreten, denen ein richtungsgebendes Potential zukommt und die zugleich nicht das Produkt der natürlichen Selektion sind. Im folgenden Text sollen nur Mechanismen, die diese Autonomie gegenüber der Umwelt-Selektion besitzen, als intra-organismische, richtunggebende Mechanismen bezeichnet werden.

Versuchte also RENSCH noch das am Werke sein der Umwelt-Selektion alleine durch eine Strategie der kleinen (graduellen) Änderungen plausibel werden zu lassen, so wird dies in neueren Theorien dadurch zu komplettieren versucht, daß der eigentlich evoluierende Teil der organismischen Organisation qua stabilisierender Rahmenbedingungen gegenüber deren übrigen Bereichen stärker abgegrenzt wird. Hierdurch soll der Einfluß der Komplexität der organismischen Organisation stärker (adäquat) Beachtung finden können. Bei WAGNER (1996: 38–41) liest sich dies wie folgt:

„Modularity allows the adaptation of different functions with little or no interference with other functions. Both modes of evolving modularity, parcellation and integration, consist of a formally equivalent ‚sorting' of gene effects. Genetic effects not ‚in line' with the directional selection on a set of functionally coupled characters become ‚aligned' The challenge is to find a class of selection forces that have these differential effects on the structure of the genotype-phenotype map. . Adaptive evolution is most likely taking place by a combination of directional and stabilising selection forces (WAGNER 1988a). This conclusion can be inferred from the observation that during most adaptive processes only a limited number of characters actually change. These results suggest that a combination of directional and stabilising selection induces a strong selection force differently eliminating pleiotropic effects and maintaining the mutational effects on the other characters".

CHEVERUD (1996: 45–47) schreibt in diesem Zusammenhang:

„Quantitative genetic models specify the relationships between the levels of morphological integration (. .) and generally indicate that patterns of developmental and functional integration cause genetic integration which, in turn, results in evolutionary integration. The pattern of stabilising selection reflects the functional and developmental relationships among morphological elements. Interestingly, in WAGNERS (1996) model for the evolution of pleiotropy, co-selected traits either retain or enhance pleiotropy at loci affecting them while pleiotropy for traits which are not co-selected either never evolves or is eliminated by selection. The co-selection of traits leads to the

evolution of an integrated developmental system, in which specific modules are either built-up from non-integrated parts or whittled down from uniformly integrated parts".

Diese Aussagen enthalten eine unrealistische Voraussetzung. Am Beginn einer Modulation wird nämlich eine wesentlich uneindeutigere Situation vorliegen, als es in den obigen Zitaten beider Autoren zum Ausdruck kommt. Geht man nämlich davon aus, daß Modulation nur dann vernünftiger Weise angenommen werden braucht, wenn zumindest eine gewisse Anzahl an variablen Merkmalen ansteht (andernfalls würde die Position Renschs vollauf genügen), so ist zu folgern, daß mehrere Alternativen für eine mögliche Modulation offen stehen werden. Es gibt keinen Grund anzunehmen, daß relativ zu den Möglichkeiten, die aufgrund der variablen Merkmale der organismischen Organisation auftreten, notwendig lediglich ein Selektionsfaktor von Bedeutung für den evolutiven Wandel ist. Weiters gilt es zu beachten, daß auch in dem Fall, daß eine Population tatsächlich im Sinne Wagners und Cheveruds für einen bestimmten Selektionsfaktor sensibel wird, dieser Population mehrere strukturelle Möglichkeiten offen stehen werden, hierauf zu reagieren (vgl. z.B. die wesentlich unterschiedlichen Ausrichtungen zum Teil nahe verwandter Echsen auf eine myrmecophage Ernährungsweise; Greene 1982, Pianka & Parker 1975). Zudem ist in Evidenz zu halten, daß die einzelnen strukturellen Alternativen zwar teleonom sein mögen, dieses Attribut aber verloren gehen wird, wenn im evolutiven Wandel keine Konzentration auf eine dieser Alternativen eintritt.

Geht man einmal davon aus, daß die Position Renschs im Sinne Wagners und Cheveruds defizitär ist, so muß also zu allererst diese Uneindeutigkeit am Beginn einer möglichen Modulation erklärt werden, da sich primär in dieser Situation die Komplexität der organismischen Organisation (auf die die Modulation abzielt) bemerkbar macht. Soll daher die Modulation-Theorie, im Vergleich mit der Position Renschs betrachtet, kein Scheinproblem erklären, so kann dies nur bedeuten, daß aufgrund der existierenden Komplexität von Wagner und Cheverud eine Einschränkung des opportunistischen Charakters des evolutiven Wandels als zur Aufrechterhaltung der Kohäsion notwendig angesehen wird. Wird das Modulation-Modell vor dem Hintergrund obiger Aussagen zur anfänglich vorliegenden Uneindeutigkeit diesem Umstand gerecht ?

Zur Beantwortung dieser Frage ist zunächst darauf hinzuweisen, daß Wagners und Cheveruds Aussage, daß vor allem *ein* Selektionsfaktor für den evolutiven Wandel maßgebend ist, nicht bestritten zu werden braucht, ohne, daß deswegen beiden Autoren in toto zugestimmt werden muß. Aufgrund der oben skizzierten Uneindeutigkeit signalisiert dieser von Wagner und Cheverud ausgesagte Umstand vielmehr das Auftreten

eines vorangegangenen Kanalisierungsprozesses, von dem beide Autoren aber nicht sprechen, da sie besagte Uneindeutigkeit a priori ausklammern. Dieser Kanalisierungsprozeß betrifft nicht nur die Selektionsfaktoren, sondern auch die Umgrenzung jenes Bereiches der organismischen Organisation, der das Reservoir darstellt, aus dem die Modulation gespeist wird. Diese Grenzen können nicht als a priori feststehend angenommen werden (dies folgt schon daraus, daß Modulation die Möglichkeit der De-Modulation impliziert; vgl. WAGNER 1996).

Hier tritt die Frage auf, ob die anfängliche Kanalisierung mit dem Modulation-Modell erreicht werden kann. In diesem Zusammenhang ist entscheidend, daß dieses Modell, als neo-darwinistisches Modell, keine intra-organismischen richtunggebenden Mechanismen akzeptiert, sodaß die in Diskussion stehende Kanalisierung lediglich auf zufällige genetische Koppelungen funktionell interdependenter Merkmale rückgeführt werden kann. In dieser Situation kann das Modulation-Modell aber nicht greifen, also die Überwindung der anfänglichen Uneindeutigkeit verstehen lassen, da dieses Modell gerade das Resultat dieses Prozesses zur Voraussetzung hat. Unter der Voraussetzung, daß die Position RENSCHS tatsächlich defizitär ist, ein gradueller evolutiver Wandel, geleitet alleine von der Umwelt-Selektion, also nicht vertreten werden kann, unter dieser Voraussetzung also, könnte die für die Modulation nötige Eindeutigkeit im Neo-Darwinismus somit nur mittels hopeful monsters erklärt werden. Nur derart ließe sich die Annahme einer graduellen Änderung umgehen. Diese Lösung ist aber genauso unbefriedigend, wie sie zugleich das Modulation-Modell in toto ad absurdum führen würde. Es kann nämlich nicht einsichtig sein, wieso qua hopeful monsters jene Situation gemeistert wird, in der sich die Komplexität der organismischen Organisation am stärksten bemerkbar macht, hernach aber Modulation auftritt.

Zusammenfassend betrachtet bedeutet dies: Beachtet man die von WAGNER und CHEVERUD ausgeblendete Uneindeutigkeit, so zeigt sich, daß beide Autoren keinen richtunggebenden Faktor der Evolution anbieten, der das Problem der organismischen Komplexität in toto betrachten läßt. Aufgrund der im Modulation-Modell enthaltenen Vorausentscheidungen wird die Bedeutung der Komplexität erst ab dem Zeitpunkt betrachtet, ab dem die Grundlagen für die Kanalisierung bereits geschaffen sind, und zwar notwendig mittels einer rein opportunistischen Evolution. Wie es aber zu dieser Situation kommt wird nicht gezeigt, obwohl gerade dies notwendig wäre, wenn davon ausgegangen wird, daß die Annahme einer rein graduellen, opportunistischen Evolution komplettierungsbedürftig ist. Wenn daher WAGNER davon spricht, daß das für das Verständnis der Evolution geeignetste Szenario eine Kombination aus stabilisierenden und einem richtunggebenden Selektionsfaktor ist, so

mag dies zwar das Resultat einer mathematischen Simulation sein, worauf WAGNER (1996) rekuriert, allerdings einer solchen, in der keine biologisch realistische Situation simuliert wird. Vielmehr wird ein Szenario durchgerechnet, das a priori auf das neo-darwinistische Credo, daß alleine der Umwelt-Selektion richtunggebendes Potential zukommt, abgestimmt ist. Dieses Credo wird also als Explanans verwendet.

Die Sinnhaftigkeit gerade dieses Schrittes muß aber zur Disposition gestellt werden aufgrund der im Modulation-Modell implizit enthaltenen Annahme von hopeful monsters. Die Ursache dafür, daß das Modulation-Modell nur dem Schein nach die angestrebte Einschränkung des opportunistischen Charakters der Evolution bedeutet liegt also in der Art, wie der kanalisierende Faktor in dem Modell verankert wird. Die implizit enthaltene Annahme von hopeful monsters wird hierbei dadurch provoziert, daß im Neo-Darwinismus keine materiale Basis für einen kanalisierenden Faktor angenommen werden soll, der nicht selbst Ergebnis der Umwelt-Selektion ist. Damit müßte die Eingrenzung des opportunistischen Charakters des evolutiven Wandels aber auf Schritten basieren können, deren teleonomer oder aber nicht-teleonomer Charakter qua natürlicher Selektion eruiert wird, ohne daß hierbei der einzelne Schritt zu dem Modulation-Potential in Beziehung gesetzt werden könnte, das aufgrund der variablen Strukturen der organismischen Organisation besteht. Läßt man also nur Umwelt-Selektion zu, so erhält man keine Möglichkeit erklären zu können, wie in einer speziellen Änderung des Phänotyps auf das Änderungspotential der übrigen organismischen Organisation Bedacht genommen werden kann. Dies muß daher entweder als nicht nötig angenommen werden (entspricht weitestgehend der Position RENSCHS), oder aber man findet mit einem rein extra-organismischen richtunggebenden Faktor kein Auslangen.

Geht man davon aus, daß die Annahme einer rein opportunistischen Evolution defizitär ist, da sie dem Umstand der Komplexität der organismischen Organisation nicht adäquat Rechnung tragen kann, so muß also vermieden werden, daß Evolution als Summation von Abwandlungen verstanden wird, die in toto des erwähnten Bezuges auf das Gesamt entbehren. Die Möglichkeit dieses Bezugs muß eröffnet werden, diesem also eine materiale Basis zugestanden werden. Zugleich gilt es zu vermeiden, daß evolutionsbiologisches mit teleologischem Denken vermengt wird, wie es der Fall wäre, wenn ausgesagt würde, daß in dieser materialen Basis Informationen über das So-Sein der Umwelt enthalten sind, und aufgrund derer diese zu einem richtunggebenden Faktor wird.

Auf dieses Problem zielt wohl der Neo-Darwinismus ab, wenn er darauf hinweist, daß die Evolutionsbiologie von metaphysischen und naturphilosophischen Einflüssen frei zu halten ist. Die Gefahr einer derartigen

Einflußnahme geht sensu Neo-Darwinismus vor allem von der Annahme richtunggebender intra-organismischer Mechanismen aus. Beachtet man die Vorstellungen zu diesen Mechanismen, etwa in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts, so ist tatsächlich kaum übersehbar, daß sie nur schwer mit dem szientifischen Paradigma in Übereinstimmung zu bringen sind (z.B.: „Entfaltungstrieb“ sensu BEURLEN 1932, 1937; „planende Vernunft“ und „Selbststeigerung“ sensu VON HUENE 1941). Dies rechtfertigt aber nicht die neo-darwinistische Haltung, die Möglichkeit der Existenz solcher Mechanismen in toto auszuschließen. Dies beachtend kann festgehalten werden, daß aus obigen Angaben zur Position WAGNERS und CHEVERUDS folgt, daß man entweder zur Position RENSCHS zurückkehrt, obschon eine rein opportunistische Evolution als wenig plausibel erscheint, oder aber, man versucht die Position WAGNERS und CHEVERUDS dahingehend zu ergänzen, daß ihrer Intention tatsächlich entsprochen werden kann. Die Sinnhaftigkeit dieser zweiten Alternative ergibt sich aus den zahlreichen empirischen Hinweisen dafür, daß tatsächlich eine Kanalisierung des evolutiven Wandels auftritt (vgl. ALBERCH 1982a,b, HO & SAUNDERS 1979, MURRAY 1981, ODELL et al. 1981, OSTER & ALBERCH 1982, SHUBLN 1991, SHUBIN & ALBERCH 1986). Durch die Einbringung intra-organismischer richtunggebender Faktoren soll erreicht werden, daß der evolutive Wandel in toto betrachtet werden kann, nicht also Vorausentscheidungen sensu WAGNER und CHEVERUD nötig sind, die die Anfangssituation maskieren.

Aus der Sicht des Autors bietet sich zur Verdeutlichung des hiermit eingenommenen Standpunktes die Theorie von BROOKS & WILEY (1986) an, Evolution als entropischen Prozeß zu verstehen. An diesem Modell ist vor allem die Möglichkeit hervorzuheben, einen Ordnungsparameter installieren zu können (vgl. KRÜGER 1984). Ein Ordnungsparameter ist „eine Größe, die das Verhalten eines Systems als Ganzes bestimmt“ (KRÜGER 1984: 34). Dies bedeutet: kommt es dazu, daß im Zuge eines linearen evolutiven Wandels einer Struktur ein dissipativer Akt auftritt, so kommt ein Ordnungsparameter zur Ausbildung, womit ein neuer Attraktor auftritt. Dieser ist im Zuge des weiteren evolutiven Wandels richtunggebend. Es ist also dazu gekommen, daß eine spezielle Struktur den evolutiven Wandel im Sinne jenes funktionellen Potentials, den es repräsentiert, kanalisiert. Ist dies verwirklicht (bzw. konnte dies verwirklicht werden), so ist ein metastabiler Zustand erreicht, und der Ordnungsparameter verliert seinen richtunggebenden Einfluß. Die Möglichkeit zu dieser Kanalisierung erwächst aus der materialen Basis, die für die intra-organismischen richtunggebenden Faktoren zu veranschlagen ist und von deren Möglichkeiten die gegenwärtige Evolutions-

forschung wohl erst einen ersten Eindruck vermittelt (vgl. obige Literaturangaben).

Nicht also führt metaphysisches Denken zur Annahme intra-organismisch richtunggebender Mechanismen, sondern theoretische Überlegungen bezüglich der Komplexität des Organismus (der Population), sowie empirische Hinweise für die Existenz einer materialen Basis eines integrativen Niveaus oberhalb der Ebene der phänotypischen Merkmale.

Diese Ansicht steht nur insofern im Gegensatz zur Position WAGNERS und CHEVERUDS, als sich diese als Erklärung des gesamten evolutiven Prozesses versteht (vgl. oben). Prinzipiell scheint zu gelten, daß der Neo-Darwinismus nicht abgelehnt, sondern um die Annahme selbstorganisierender Prozesse ergänzt werden muß. Hierdurch wird nämlich erreicht, daß die vom Neo-Darwinismus betrachteten Phänomene an eine Situation angelegt werden können, in der der Bedeutung der Komplexität der organismischen Organisation entsprochen werden kann. Daher auch brauchen die im Neo-Darwinismus aufgezeigten Phänomene nicht bestritten zu werden (wofür auch keine Möglichkeit bestünde). Es wird vielmehr dafür eingetreten, daß diese Phänomene nicht die gesamte Evolution bezeichnen, sondern auf Mechanismen aufbauen, die sich allerdings der neo-darwinistischen Sicht entziehen (eine genauere Darstellung dieses Verhältnisses wird an anderem Ort geliefert werden).

Damit ist in knappen Zügen die Bedeutung des Bauplans skizziert. Zahlreiche Aspekte (z.B.: was genau ist eine *neue* Struktur?; vgl. SALTHE 1993) müssen unberücksichtigt bleiben, da ihre Analyse den Rahmen vorliegender Arbeit sprengen würde.

Unabhängig hiervon bedeutet obiger Exkurs, daß die historisch gegebene Stagnation in der Nemertinen-Systematik und -Phylogenie, um konkret auf diese zurückzukommen, dadurch überwunden werden kann, daß man den Bauplan des Taxons Nemertini explizit als integratives, über eine materiale Basis verfügendes Niveau in die Analyse miteinbezieht.

Bevor hierauf genauer eingegangen werden kann ist darzustellen, wieso aufgrund obigen Exkurses die traditionelle Position (und ihre oben erwähnten Radikale) als reduktionistisch zu bezeichnen ist. Aus der Annahme, daß der Bauplan ein richtunggebendes integratives Niveau darstellt folgt ja nicht, daß seine Beziehung zur phänotypischen Merkmalsebene willkürlich ist. Die Gesetzlichkeit des Bauplans muß in dieser Ebene repräsentiert sein, sollte somit also auch qua traditioneller Position erreicht werden können. Der Reduktionismus der traditionellen Position resultiert daraus, daß es höchst unwahrscheinlich ist, daß bei der Fülle an Merkmalen, die an einem Taxon gefunden werden können, der Ordnungsparameters tatsächlich Beachtung findet, wenn nicht explizit nach ihm Ausschau gehalten wird. Genauerhin bedeutet dies: die traditionelle Ana-

lyse der organismischen Organisation wird ein Muster funktionell (mehr oder weniger) interdependenter Strukturen aufzeigen. In diesem (eruierten) Muster kann zwar die phänotypische Manifestation des Ordnungsparameters enthalten sein, wird aber nicht als solche erkannt werden können, da: 1) seine materiale Basis gerät durch die phänotypische (sowie genotypische) Analyse nicht in das Blickfeld der Untersuchung; 2) die Leistung des Ordnungsparameters besteht in einer Koordinierung der funktionellen Interdependenzen, wobei aber in der traditionellen Position nur das Ergebnis hiervon betrachtet wird, sodaß offen bleibt, wie man ihr Zustandekommen interpretiert. Derart kann das aus phylogenetischer und systematischer Sicht entscheidende Charakteristikum des Ordnungsparameters ausgeblendet werden, daß nämlich die Wahrscheinlichkeit der Ausbildung von Teilen der organismischen Organisation *aufgrund des Ordnungsparameters* eine ganz andere ist, als es wäre, wäre dieser nicht am Werke. Dies deshalb, da mit dem Ordnungsparameter ein richtunggebender Faktor vorliegen soll, für den es in der traditionellen Position kein Äquivalent gibt.

Vorliegende Arbeit versucht das am Werke sein des Ordnungsparameters anhand der Ausprägung der phänotypischen Strukturen zu rekonstruieren. Primärer Anhaltspunkt hierfür sind die funktionellen Interdependenzen der einzelnen Strukturen der organismischen Organisation. Ziel der vorliegenden Arbeit muß daher sein, eine logische, sowie dem Parsimonieprinzip entsprechende Abfolge funktionell einsichtiger evolutiver Schritte angeben zu können, die aus einer Vorfahren-Organisation über die Ausbildung des Ordnungsparameters *zum Systemcharakter* des Taxons Nemertini führt. (Hier sei hervorgestrichen: natürlich wird in vorliegender Arbeit die Funktionsanalyse nicht neu in die phylogenetische Analyse eingebracht; sehr wohl aber unterscheidet sich vorliegende Arbeit tiefgreifend von den traditionellen diesbezüglichen Unterfangen, insofern als die Funktionsanalyse vor dem Hintergrund des Ordnungsparameter-Konzeptes durchgeführt wird).

Ein Bereich bleibt damit aus vorliegender Arbeit ausgespart, nämlich die materiale Seite des intra-organismischen Mechanismus. Vorliegende Arbeit kann daher nur den ersten Schritt in die oben intentionierte Richtung bedeuten. Vor allem bleibt die Suche nach dem Schwestertaxon der Nemertinen außer Reichweite, da hierzu nicht nur im Falle der Nemertinen die materiale Seite der intra-organismischen Mechanismen bekannt sein müßte, sondern auch Theorien im Sinne des hier vorgeschlagenen Modells bezüglich der als Schwestertaxon der Nemertini in Frage kommenden Taxa existieren. Hier gilt es eben zu beachten, daß aus der Akzeptanz der Evolutionstheorie nicht folgt, daß eine jede Gruppe von

empirischen Daten Systematik im Sinne der Evolutionstheorie betreiben läßt (vgl. SENZ 1996c).

2. Die Stammart der Nemertinen: 1. Näherung

Innerhalb der Nemertinen tritt eine beachtliche Variabilität der Anatomie und Lebensweise auf. Dies bedeutet, daß sich für die Rekonstruktion der Stammart dieses Taxons zunächst mehrere Möglichkeiten anbieten. Vorliegender Abschnitt versucht aus diesem Spektrum jene Alternativen auszusondern, die aus funktionellen Gründen (bei Beachtung des Parsimonieprinzips) unwahrscheinliche bis widersprüchliche Aussagen implizieren. Ausschließlich in diesem Sinn beinhaltet Abschnitt 2 eine erste Näherung an die stammart der Nemertinen.

2.1 Anwesenheit des Rüsselapparates

Der Rüsselapparat der Nemertinen setzt sich aus dem Rhynchodaeum, dem Rhynchocoel und dem Rüssel zusammen (GIBSON 1972).

In einigen Nemertinen ist der Rüsselapparat teilweise reduziert (GIBSON 1972). Einer einzigen (bekannten) Art, *Arhynchonemertes axi* RISER, 1988, fehlt dieses Organ vollständig (RISER 1988, 1989). „It has been suggested that the species [*A. axi*] might be a herbivore" (RISER 1989: 532). Trifft dies zu, so kann *A. axi* als über eine abweichende Ernährungsweise verfügende Hoplonemertine verstanden werden. Änderungen der Ernährungsweise stehen auch bei anderen Hoplonemertinen mit einer Reduktion des Rüsselapparates in Zusammenhang (vgl. BRINKMANN 1927, GIBSON 1974, HUMES 1942, MCDERMOTT & GIBSON 1993). Mit größter Wahrscheinlichkeit handelt es sich bei *A. axi* um eine abgeleitete Hoplonemertine, ist der Rüsselapparat also rückgebildet. RISER (1989: 532) bezeichnet diese Interpretation als „simplistic, and thus easiest interpretation"

Sieht man von jenen Nemertinen ab, deren Rüsselapparat Reduktionen aufweist, so reicht dieses Organ zumindest in die vordere Mitteldarmregion zurück (vgl. GIBSON 1972; in einigen Nemertinen ist es körperlang). Diese Mindestlänge kann daher für die Stammart der Nemertinen veranschlagt werden, insofern als eine jede andere Annahme dem Parsimonie-Prinzip zuwiderlaufen würde.

2.2 Ausbildung von Zentralraum-Organisation und Körpergröße

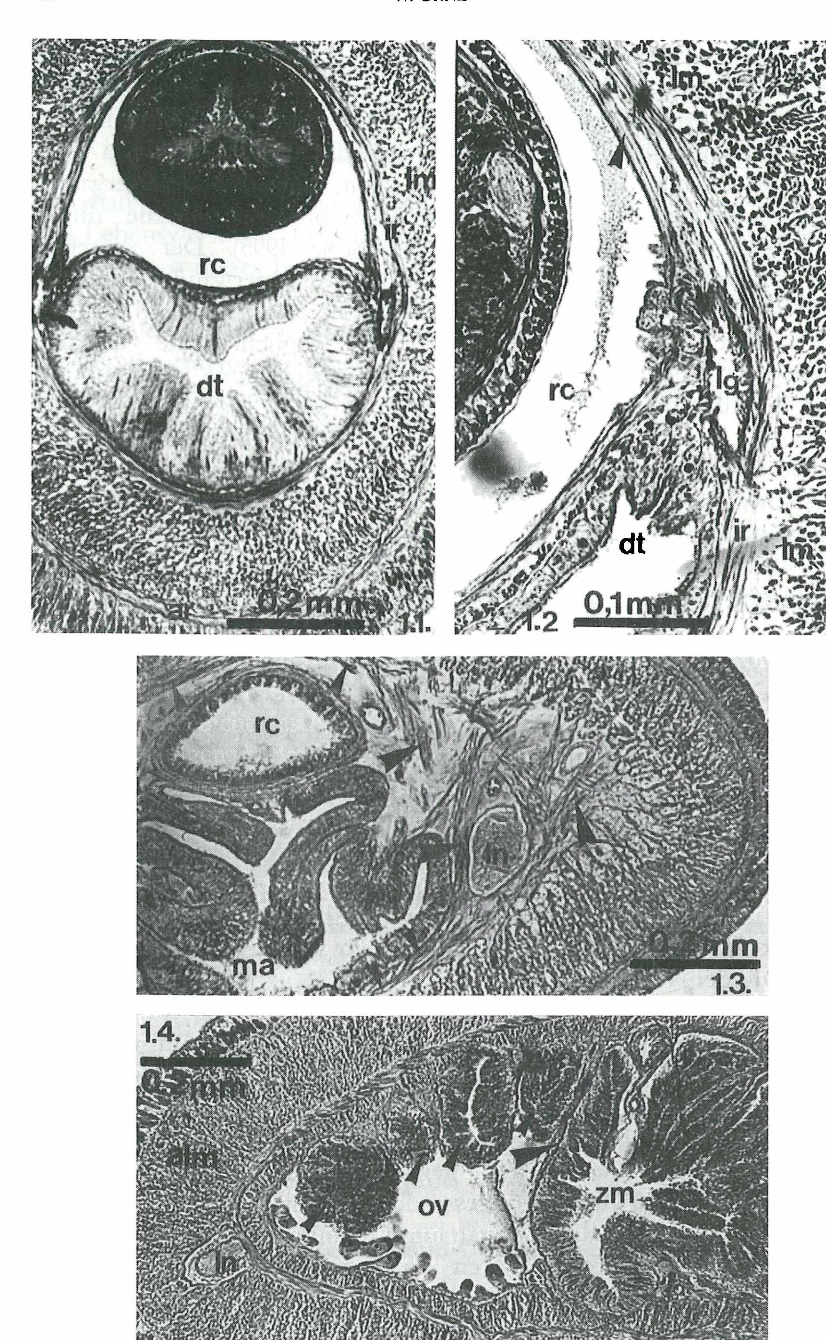
Der Zentralraum setzt sich aus dem Darmtrakt und dem Rhynchocoel zusammen (sowie dem Gefäßsystem; vgl. unten), die das hydrostatische

Widerlager der Körperwand-Muskulatur bilden (Fig. 1.1, 1.2; für Details siehe SENZ 1995). Ein geschlossener Zentralraum liegt vor, wenn die Körperwand-Muskulatur in Form eines einfachen Zylinders den inneren Hohlraum-Organen überall direkt anliegen kann (Fig. 1.1). Ein offener Zentralraum ist gegeben, wenn die Körperwand-Muskulatur aufspaltet, sodaß nur ihre proximalen Teile direkt dem Zentralraum anliegen (Fig. 1.3; SENZ 1995). Der zwischen den proximalen und distalen Teilen der Körperwand-Muskulatur auftretende Bereich wird als Leiste bezeichnet (Fig. 1.3, 1.4; SENZ 1995). Die Zentralraum-Organisation ermöglicht eine effektive Peristaltik die vor allem für die Nahrungsaufnahme, Lokomotion und Ausstülpung des Rüssels wesentlich ist (SENZ 1995, und Literatur hierin).

Diese Zentralraum-Organisation tritt in allen bekannten Nemertinen, abgesehen von *A. axi*, auf. In einigen Taxa ist sie schwach entwickelt. Dies Korreliert mit abgeleiteten Merkmalen der Lebensweise. Beispiele hierfür sind: *Malacobdella* BLAINVILLE, 1927 (Kommensale in der Mantelhöhle von Muscheln; filtrierende Ernährung; Lokomotion mittels Gleit-Schreiten, also ohne Peristaltik; EGGERS 1935, GIBSON 1968); *Carcinonemertes* COE, 1902 (Brutparasiten von Krebsen; Rüsselapparat stark reduziert; große Drüsenpakete zwischen Körperwand und Darmtrakt; GIBSON & JONES 1990, HUMES 1942); *Apatronemertes* WILFERT & GIBSON, 1974 (limnisch, Exkretionsapparat extrem umfangreich entwickelt; Peristaltik noch nicht beobachtet; WILFERT & GIBSON 1974). Das Fehlen der Zentralraum-Organisation in *A. axi* kann entsprechend den obigen Angaben mit der Reduktion des Rüsselapparates in Beziehung gesetzt werden.

Faßt man diese Angaben zusammen, so ist im Sinne des Parsimonieprinzips nur der Schluß möglich, daß ein gut entwickelter Zentralraum innerhalb der Nemertinen plesiomorph ist.

Die rezenten Nemertinen besitzen eine Körpergröße von wenigen Millimetern bis zu mehreren Metern (GIBSON 1972). Aufgrund der (hydrostatischen) Zentralraum-Organisation der Stammart der Nemertinen kann im Anschluß an CLARK (1964) gefolgert werden, daß ihr eine Körpergröße von zumindest mehreren Zentimetern zukommt. Der CLARKschen Theorie kann gegenwärtig nicht mehr der Status einer umfassenden Aussage zugestanden werden. Vielmehr beschreibt sie Spezielfälle. Da die Zentralraum-Organisation der Nemertinen aufgrund der erhebbaren Daten als Zusammenspiel von Körper-Hohlräumen, Körperwandmuskulatur und Peristaltik zu verstehen ist, ist die CLARKscheTheorie auf sie ober anwendbar.


rc
dt
lm
ir
0,2 mm
1.1.
rc
lm
lg
dt
ir
lm
0,1 mm
1.2
rc
ln
ma
0,2 mm
1.3.
1.4.
0,5 mm
ov
zm
ln

2.3 Körperform und Ausbildung von Leisten

Hier sollen nur jene Leisten betrachtet werden, die für die Form des Körperquerschnitts und die Ausbildung größerer Mesenchym-Kontingente von Bedeutung sind. Damit scheiden vor allem Leisten in Zusammenhang mit dem Vorderdarm-Gefäßnetz aus (vgl. SENZ 1995).

Innerhalb der Palaeonemertinen (sensu WIJNHOFF 1912; in vorliegender Arbeit wird die Archinemertini-Theorie IWATAS 1985 (und Literatur hierin), nicht verwendet; siehe SENZ 1993b, für Erklärungen) sind die von Interesse seienden Leisten auf die Mitteldarmregion beschränkt. Sie beinhalten vor allem die Seitentaschen des Mitteldarms und die zwischen diesen liegenden Gonaden. Die Leisten sind unterschiedlich stark ausgeprägt, zumeist aber einfach (z.B. *Carinina remanei* (NAWITZKY, 1931), *Cephalothrix arenaria* HYLBOM, 1957; vgl. SENZ 1995). Sie bedingen lediglich eine geringe dorsoventrale Abflachung des Körpers. Vor allem bei immaturen Tieren einiger Arten können die Leisten, und damit die Abflachung des Körpers, beinahe vollständig fehlen (vgl. Fig. 1.1, 1.2).

Trotz fehlender Leisten weisen die meisten Palaeonemertinen bei ruhigem Gleiten eine schwache, aber signifikante Abflachung des Körpers auf. Hiervon ist auch die, der erwähnten Leisten entbehrende, Vorderdarmregion betroffen. Diese Abflachung ist nicht auf die Leisten zurückzuführen, sondern ist mit dem Kontraktionsvermögen assoziiert (vgl. CLARK 1964, für den Zusammenhang zwischen Körperlänge und zylindrischer sowie abgeflachter Körperform). Abflachung ist funktionell mit Ciliengleiten gekoppelt, zu dem auch große Nemertinen fähig sind (FRIEDRICH 1933). Die zylindrische Körperform ist auf die hydrostatische

Fig. 1. Darstellung der Zentralraum-Organisation: **1.1** *Carinina coei* HYLBOM, 1957: Querschnitt durch die Mitteldarmregion; geschlossener Zentralraum (die plesimorph gestaltete Körperwand-Muskulatur und ihr hydrostatisches Widerlager liegen einander direkt an); **1.2** *Carinina coei* HYLBOM, 1957: Querschnitt durch die Vorderdarmregion (Rhynchocoel-Wand dünn [Pfeilspitze]); **1.3** *Ischyronemertes heterophthalmus* (SCHMARDA, 1859): Querschnitt durch die Magenregion; einfache Leiste vorhanden (im Bereich des Zentralraums liegt die innere Ring-Muskelschicht in typischer Ausprägung vor [kleine Pfeilspitzen], im Bereich der Leiste zerfällt sie in ein Muskelgeflecht, u.a. in Dorsoventral-Muskeln [große Pfeilspitzen]); **1.4** lineide Heteronemertine (Beschreibung und systematische Diskussion des Materials in Arbeit): Querschnitt durch die Mitteldarmregion; gut entwickelte Leiste ausgebildet (Körperabflachung!) (Leiste enthält vor allem Gonaden und Mitteldarm-Seitentaschen [kleine Pfeilspitzen]; zwischen dem Zentralraum und der Leiste liegt ein gut entwickelter Dorsoventral-Muskel [große Pfeilspitze]). *alm* Äußere Längs-Muskelschicht (Körperwand), *ar* äußere Ring-Muskelschicht (Körperwand), *dt* Darmtrakt, *ir* innere Ring-Muskelschicht (Körperwand), *lg* Seitengefäß, *lm* Längs-Muskelschicht (Körperwand), *ln* Längsnervenstrang, *ma* Magen, *ov* Ovar, *rc* Rhynchocoel, *zm* Zentralrohr des Mitteldarms

Organisation und die dadurch ermöglichten peristaltischen Bewegungen abgestimmt (vgl. CLARK 1964).

Bei den Heteronemertinen tritt in anatomischer und funktioneller Hinsicht selbige Situation wie bei den Palaeonemertinen auf (Fig. 1.4 zeigt eine relativ gut entwickelte Leistenregion; das Mesenchym ist von den Ovarien weitestgehend verdrängt). Bei einigen Heteronemertinen sind die Leisten, und damit die Körperabflachung, stark entwickelt (z.B. *Cerebratulus* RENIER, 1804). Zumindest in der Regel ist dies mit einer schwimmenden Fortbewegung assoziiert.

Die soeben genannte Variabilität der Leisten tritt auch bei den Hoplonemertinen auf, wobei die Leisten beinahe bis zum Körper-Vorderende reichen können. Hiermit hängt zusammen, daß in vielen Hoplonemertinen ein Vorderdarm-Typ auftritt, der auf keine gut entwickelte Zentralraum-Organisation angewiesen ist (vgl. unten). Hierdurch wird die Bildung von mesenchymreichen Leisten begünstigt (Fig. 1.3). Regelmäßig korreliert hiermit, daß der Mitteldarm mittels eines Blindsackes (ventral des Vorderdarms) bis nahe an das Gehirn heranreicht. Hierdurch entsteht die Möglichkeit, daß Eigenschaften der Mitteldarmregion (z.B. Abflachung) auch vor der eigentlichen Mitteldarmregion auftreten (vgl. SENZ 1993b, 1995, z.B. für *Uniporus borealis* (PUNNETT, 1901)).

Vor allem in den bathypelagischen Hoplonemertinen sind die Leisten stark entwickelt, und enthalten große Kontingente von grundsubstanzreichem Mesenchym „for maintaining themselves suspended horizontally at great depths with a minimum of muscular effort" (COE 1927: 346). Bei einigen dieser Nemertinen tritt insofern eine Besonderheit auf, als die Körperabflachung auf die Bildung von Flossen zurückzuführen ist, unabhängig von den Leisten (z.B. *Nectonemertes* VERRILL, 1892, *Armaueria* BRINKMANN, 1917; vgl. BRINKMANN 1917).

Stark entwickelte Leisten treten zudem in kommensal, bzw. parasitär lebenden Nemertinen auf, wobei sie die umfangreich entwickelten Gonaden aufnehmen (ROE 1988).

Faßt man diese Aussagen zusammen, so zeigt sich, daß die sparsamste Erklärung die ist, daß ein annähernd kreisrunder Körperquerschnitt, also ?twb› gering entwickelte Leisten (des diskutierten Typs), innerhalb der Nemertinen plesiomorph ist. Hierdurch kann nämlich zum Ausdruck gebracht werden, daß stark entwickelte Leisten mit abgeleiteten Merkmalen der Lebensweise assoziiert sind, wie auch die funktionelle Beziehung zwischen der zylindrischen Körperform und der für den Nemertinen-Bauplan so wesentlichen Zentralraum-Organisation. Zugleich ist die zylindrische Körperform in einer Art etabliert, daß eine fakultative Abflachung möglich ist, sodaß auch das Ciliengleiten effektiv ausfällt.

2.4 Ausbildung des Mesenchyms

In den Nemertinen sind größere Mesenchym-Kontingente auf die zuvor diskutierten Leisten beschränkt (vgl. Fig. 1.1 und 1.3; SENZ 1995). Aufgrund obiger Angaben zu den Leisten muß geschlossen werden, daß die Stammart der Nemertinen über wenig Mesenchym verfügte.

2.5 Körperwand-Muskulatur

Obligatorisch tritt bei den Nemertinen eine Ring- und Längs-Muskelschicht auf, zwischen denen eine Diagonal-Muskelschicht liegen kann. Zudem kann distal der Ring-Muskelschicht eine äußere Längs-Muskelschicht, sowie proximal der Längs-Muskelschicht eine innere Ring-Muskelschicht auftreten.

Die äußere Längs-Muskelschicht, diese tritt nur bei *Carinoma* (Palaeonemertini) und den Heteronemertinen auf (Fig. 1.4), ist nach Lage der Dinge innerhalb der Nemertinen als abgeleitetes Merkmal einzustufen (GIBSON 1972, IWATA 1993, SENZ 1992a).

Komplizierter liegen die Verhältnisse bezüglich der inneren Ring-Muskelschicht. Nur bei den wenigsten Nemertinen (z.B. *Procephalothrix* WIJNHOFF, 1913, *Carinesta* PUNNETT, 1900, *Carinina* HUBRECHT, 1885) tritt sie als typische Körperwandschicht, also als vollständiger Muskelzylinder auf, der zudem zumeist auf den Vorderdarmbereich beschränkt ist (Fig. 1; WIJNHOFF 1910).

Von den meisten Nemertinen sind aber Dorsoventral-Muskeln bekannt (Fig. 1.3, 1.4). Handelt es sich hierbei um Derivate der inneren Ring-Muskelschicht? Von mehreren Arten ist bekannt, daß die innere Ring-Muskelschicht in der Vorderdarmregion als typische Muskelschicht ausgebildet ist, dahinter aber mit dem Auftreten der Seitentaschen des Mitteldarms, zwischen denen die Dorsoventral-Muskeln liegen, in eben diese zerfällt (diese Auflösung der inneren Ring-Muskelschicht beschreibt z.B. SENZ 1996d, für *Lineopsella trilineata* (SCHMARDA, 1859) und SENZ 1993b, für *Cerebratulus niveus* (PUNNETT, 1903); in *Isychronemertes heterophthalmus* (SCHMARDA, 1859) ist diese Auflösung auch in der Vorderdarmregion deutlich zu erkennen; SENZ im Druck, vgl. Fig. 1.3).

Die Ausbildung der Dorsoventralmuskulatur steht also mit jener der Leisten in Zusammenhang. Daher treten am proximalen Rand der Leisten, dort also wo diese an den Zentralraum angrenzen, zumeist (=bei umfangreichen Leisten) besonders gut entwickelte Dorsoventral-Muskeln auf (Fig. 1.4; vgl. SENZ 1993b, 1995). Bei Polaeonemertinen mit schwach entwickelten Leisten kann zudem nicht immer entschieden

werden, ob eine typische innere Ring-Muskelschicht oder Dorsoventral-Muskeln vorliegen (vgl. z.B. SENZ 1993b, für *Tubulanus* spp.).

Legt man hieran obige Aussagen bezüglich der Leistenausbildung an, so kann davon gesprochen werden, daß die innere Ring-Muskelschicht in Zusammenhang mit der Leistenbildung in Dorsoventral-Muskeln zerfällt.

Diese Potenz der inneren Ring-Muskelschicht, in individualisierte Muskelzüge zu zerfallen, zeigt sich zudem an der Vorderdarmmuskulatur. Auch in diesem Fall tritt die differenziertere Gestaltung der inneren Ring-Muskelschicht in Zusammenhang mit Leistenbildungen auf, ermöglicht also, daß trotz der Leisten das Prinzip der Zentralraum-Organisation erhalten bleibt (vgl. SENZ 1993b, 1995, insbesondere die Darstellung von *Tubulanus annulatus*). Weitere Beispiele für eine differenzierte Gestaltung der inneren Ring-Muskelschicht stellt die Dorsoventral -und Horizontalmuskulatur der Gehirn-und Praebuccalregion vieler Heteronemertinen dar (vgl. SENZ 1993b,c, 1996d,e).

2.6 Muskulatur der Rhynchocoel-Wand

Die Muskulatur der Rhynchocoel-Wand umfaßt eine Längs-und Ring-Muskelschicht (WIJNHOFF 1914). Zumindest jene Nemertinen mit einfachen Leisten besitzen eine schwache Muskulatur der Rhynchocoelwand (Fig. 1.1; 1.2; vgl. SENZ 1995). Weiters ist zu beachten, daß die Körperwand-Muskulatur in diesen Nemertinen von essentieller Bedeutung für die Ausstülpung des Rüssels ist. PANTIN (1950) konnte dies sogar in *Argonemertes dendyi* (DAKIN, 1915) nachweisen, einer Art mit relativ gut entwickelten Leisten.

In Zusammenhang mit den obigen Aussagen zur Ausbildung der Leisten bedeutet dies, daß die Stammart der Nemertinen über eine dünne Muskulatur der Rhynchocoel-Wand verfügt, wie auch, daß die Körperwand-Muskulatur wesentlich für die Ausstülpung des Rüssels ist.

Die Arten der Gattung *Callinera* BERGENDAL, 1900 (Palaeonemertini) besitzen schwach entwickelte Leisten und teilweise eine stark entwickelte Muskulatur der Rhynchocoel-Wand (BERGENDAL 1902). Diese Muskulatur ist aber derart stark entwickelt, daß dies unmöglich mit der Ausstülpung des Rüssels in Zusammenhang gebracht werden kann.

2.7 Organisation des Vorderdarms

Abgesehen von einigen Nemertinen mit aberrant gestaltetem Vorderdarm (z.B.: *Malacobdella*; RIEPEN 1933) sind innerhalb der Nemertinen vor allem

zwei Vorderdarm-Typen anzutreffen: der Anopla-Typ und der Hoplonemertini-Typ.

1° Anopla-Typ: Mundöffnung postcerebral; Vorderdarm nicht bis gering differenziert. Die Beute (sie kann größer als die Nemertine sein) wird im ganzen mittels peristaltischer Bewegungen der Körperwand der Vorder- und vorderen Mitteldarmregion aufgenommen (McDermott & Roe 1985). Der Anopla-Typ tritt bei den anoplen Nemertinen auf. Bei einigen Hoplonemertinen tritt dem Prinzip nach selbiger Typ auf, wobei aber die Mundöffnung preseptal liegt (z.B. *Prostoma* Dugés, 1828; vgl. Jennings & Gibson 1969).

2° Hoplonemertini-Typ: Die Mundöffnung liegt vor dem Gehirn (bzw. mündet in das Rhynchodaeum); der Vorderdarm ist mehr oder weniger stark differenziert, wobei zumeist Ösophagus, Magen und Pylorus (mündet dorsal in den Mitteldarm, sodaß ein anteriorer Blindsack entsteht) unterschieden werden können (vgl. Friedrich 1956, Senz 1993d). Die Beutetiere werden nicht im ganzen aufgenommen sondern ihre Körperflüssigkeiten sowie verflüssigte Gewebe (Bartsch 1973, 1975, McDermott & Roe 1985). Die für den Saugakt notige Kraft wird mittels Peristaltik der Körperwand-Muskulatur der Pylorus- und Mitteldarmregion erzeugt (Bartsch 1973, 1975). Die Körperwand-Muskulatur der vor dem Pylorus liegenden Vorderdarmregion ist von untergeordneter Bedeutung (vgl. unten). Dieser Typ tritt bei Hoplonemertinen auf (McDermott & Snyder 1988).

Welcher dieser beiden Typen ist für die Stammart der Nemertinen zu postulieren? Mit dieser Frage ist folgendes Problem verbunden: Der Scheidenrüssel dient der Überwältigung großer Beutetiere (relational zum Jäger) und ist als ein apomorphes Merkmal der Nemertinen zu verstehen. Hieraus ließe sich folgern, daß erst mit der Entwicklung dieses Organs die Fähigkeit aufgetreten ist, größere Beutetiere zu überwältigen. Der komplex gestaltete Hoplonemertini-Typ eröffnet aber die Möglichkeit, daß diese Fähigkeit als ererbtes Merkmal verstanden wird, derart, daß die Nemertinen von Vorfahren abstammen, deren differenzierter Vorderdarm der Überwältigung und Aufnahme großer Beutetiere diente, wovon erstere Funktion auf den neu entstehenden Scheidenrüssel übergegangen ist.

Die Nemertinen müßten hierzu von großen (mehrere Zentimeter langen) coelomaten oder turbellariomorphen Tieren abstammen. Die Unwahrscheinlichkeit eines coelomaten Vorfahren wird in Abschnitt 4.1 darzustellen sein. Auch die zweite Alternative besitzt keine vernünftige Grundlage, da die Ausbildung eines Scheidenrüssels in einem großen, turbellariomorph organisierten Tier nicht sinnvoll als Auslöser einer hydrostatischen Organisation angesehen werden kann. Dies deshalb, da

aufgrund des auftretenden Gastrovascularsystems, der Körperabflachung und des reichlich entwickelten Mesenchyms jegliche Disposition für die funktionelle Verschränkung eines hydrostatischen Organs und der Körperwand-Muskulatur fehlt. Hier ist auch zu beachten, daß der Scheidenrüssel als Derivat der Körperwand primär selbst über Muskulatur verfügt, sodaß keine Notwendigkeit für diese Verschränkung besteht.

All diesen Problemen wird entgangen, wenn man die Möglichkeit einräumt, daß die Vorfahren der Nemertinen eine turbellariomorphe Organisation besitzen (es sich also um kleine Tiere handelt), und sich von kleinen Beutetieren ernähren, womit aber ein einfach gestalteter Vorderdarm korreliert (vgl. AX 1984, sowie unten). Die sparsamste Erklärung ist daher die, daß der Anopla-Typ innerhalb der Nemertinen den plesiomorphen Zustand repräsentiert, da dieser die angesprochene Einfachheit aufweist.

2.8 Exkretionsapparat

In den meisten Nemertinen ist der Exkretionsapparat auf den Vorderdarmbereich beschränkt (bzw. postseptaler Vorderdarmbereich in den Hoplonemertinen; GIBSON 1972).

Jene Nemertinen, die keine derartige räumliche Beschränkung des Exkretionsapparates zeigen, leben beinahe ausnahmslos in nicht-marinen Lebensräumen. Das Ausmaß der Entwicklung des Exkretionsapparates kann auf hiermit eintretende funktionelle Zwänge zurückgeführt werden (vgl. IWATA 1970, MOORE & GIBSON 1985, WILFERT & GIBSON 1974). In einigen Nemertinen konnte kein Exkretionsapparat gefunden werden (BRINKMANN 1917, HUMES 1942, MÜLLER 1968, SENZ 1992b). Es ist aber keineswegs sicher, ob er in allen betroffenen Taxa tatsächlich fehlt (vgl. GIBSON & JONES 1990, SENZ 1992b). Diesen Angaben kann entnommen werden, daß ein auf die Vorderdarmregion beschränkter Exkretionsapparat innerhalb der Nemertinen den plesiomorphen Zustand darstellt.

3. Stammesgeschichtliche Ableitung der Stammart der Nemertinen: 2. Näherung

Die zweite Näherung handelt von der Suche nach dem Systemcharakter des Bauplans der Nemertini, wozu gehört, daß danach gefragt wird, aus welcher Organisationsform die Nemertinen abzuleiten sind (nur derart läßt sich jene lineare evolutive Änderung eruieren, auf die der Ordnungsparameter des Taxons Nemertini zurückzuführen ist; vgl. Abschnitt 1). Natürlich muß sich diese Untersuchung an den bekannten Tierstämmen orientieren, da eine Orientierungsgrundlage dafür gefunden werden muß, welche Organisationsformen vernünftigerweise für die Vorfahren

der Nemertinen veranschlagt werden können. In diesem Sinn wird die Coelomata-Theorie und Turbellariomorpha-Theorie diskutiert. Beide Theorien bezeichnen also primär Organisationstypen (der Begriff ‚Turbellariomorpha-Theorie' bezieht sich somit nicht auf das Taxon Turbellaria).

Die darüber hinaus gehende Frage nach dem Adelphotaxon der Nemertini scheint aus der Sicht des Autors gegenwärtig nicht sinnvoll gestellt werden zu können. Hierfür ist eine Kenntnis der materialen Basis der intra-organismischen Mechanismen des Bauplans sicherlich unumgänglich. Dies gilt nicht nur für die Nemertinen, sondern auch für jene Taxa, die als Adelphotaxon in Frage kommen. Hierfür fehlen aber jegliche Voraussetzungen.

3.1 Coelomata-Theorie

Aufgrund der in Abschnitt 2 für die Stammart der Nemertinen postulierten Körpergröße von zumindest mehreren Zentimetern und ihrer hydrostatischen Organisation scheint eine phylogenetische Ableitung der Nemertinen aus einem coelomaten Niveau möglich zu sein. Folgende Argumente stehen dieser Möglichkeit aber entgegen:

3.1.1 Körperwand-Muskulatur

Aufgrund obiger Ausführungen tritt die Zentralraum-Organisation in der Stammart der Nemertinen auf. Für die Coelomata-Theorie folgt hieraus, daß die hydrostatische Organisation der Nemertinen homolog jener der postulierten coelomaten Nemertinen-Vorfahren zu verstehen ist.

Hiermit steht in Zusammenhang, daß die stark entwickelte Körperwand-Muskulatur der Stammart der Nemertinen als ererbtes Merkmal anzusehen ist. Was bedeutet in dieser Situation die Anwesenheit der inneren Ring-Muskelschicht der Körperwand? Die hydrostatische Organisation der Coelomata ist auf diese Muskulatur offenbar nicht angewiesen, wie sie auch innerhalb der Nemertinen in großem Ausmaß der Reduktion unterliegt (vgl. oben). Es muß daher unverständlich sein, wieso im Zuge des Auftretens der Stammart der Nemertinen eine Verstärkung der kräftigen Körperwand-Muskulatur auftreten soll.

3.1.2 Muskulatur des Rüsselapparates

Der Rüsselapparat der Nemertinen stellt eine terminale Invagination der Körperwand dar. Die einfachste Erklärung im Sinne der Coelomata-Theorie ist daher die, daß das Rhynchocoel ein Derivat des Coeloms ist,

bzw. sich aus jenem Bereich des Coeloms entwickelt hat, in dem die terminale Invagination (Pre-Proboscis) in eingestülptem Zustand retroperitoneal gelegen ist. Hieraus folgt, daß die Eversion des Pre-Proboscis mittels der Körperwand-Muskulatur (Antagonist des Coeloms!) vonstatten ging. Weiters ist zu beachten, daß die Coelomwand eine eigene Muskulatur besitzt. Dies bedeutet, daß überall dort, wo im Zuge des Umbaus des Coeloms in das Rhynchocoel dieses den direkten Kontakt mit der Körperwand verliert, diese Muskulatur prädestiniert dafür ist, die nötige Unterstützung der Körperwand-Muskulatur zu liefern.

Keinesfalls wird verständlich, weshalb hier Muskulatur der Wand des Pre-Proboscis Bedeutung erlangen sollte. Gerade dies ist aber in den Nemertinen der Fall. Das Rhynchocoel entsteht nämlich aus einer Spaltung der Wand des Pre-Proboscis (vgl. Fig. 2). Wieso es zu dieser Situation kommt kann in der Coelomata-Theorie nicht auf funktionell einsichtige und zugleich sparsame Weise erklärt werden. Dies deshalb, da die funktionelle situation, die durch die Spaltung der Wand des Pre-Proboscis erreicht wird (= muskelumwandete Rüsselscheide), sensu Coelomata-Theorie schon zuvor gegeben ist.

3.1.3 Strukturelle Merkmale des Gefäßsystems

TURBEVILLE (1991: 307) schreibt, daß die Gefäße der Nemertinen folgende Übereinstimmungen mit dem Coelom der meisten Coelomata zeigen: „lateral position of principal channels, complete mesodermally derived cell lining, adherenes or septate junctions between adjacent lining cells, presence of cilia or rudimentary cilia in lining cells, and presence of myofilaments in lining cells". TURBEVILLE (1991: 307) schließt hieraus: „These positional, histological, cytological, and ontogenetic data support the hypothesis that nemertine vessels are coelomic homologues".

Sind diese Übereinstimmungen in der Lage, die Aussagekraft der zuvor gebrachten Argumente zu reduzieren? Hierzu ist zunächst darauf hinzuweisen, daß TURBEVILLE nirgendwo den Bauplan als solchen beachtet. Zudem kann festgehalten werden, daß die laterale Lage des Gefäßsystems und der Coelomräume mit BONIK et al. (1976) auch als funktionell bedingte Konvergenz verstanden werden kann. TURBEVILLES Angaben zu den Zellverbindungen und Cilienrudimenten bezeichnen keineswegs spezielle Übereinstimmungen zwischen den Coelom- und Gefäßendothelium. Vielmehr können sie mit RIEGER (1986) generell als Merkmale von Zellen epithelialisierter (polarisierter) Gewebe verstanden werden. TURBEVILLE müßte diese Alternative ausschließen können, wofür aber keine Anhaltspunkte vorliegen. Die verbleibenden Merkmale für sich

sind zu informationsarm, als daß sie TURBEVILLES Anliegen nachhaltig unterstützen könnten.

3.2 Turbellariomorpha-Theorie

AX (1984) folgend sind in turbellariomorphen Tieren eine Körpergröße von wenigen Millimetern, ein einfacher Vorderdarm und die Verwertung kleiner Beutetiere (relativ zum Jäger) funktionell zusammengehörende Merkmale. Weiters sind mit der Zunahme der Körpergröße die Verkomplizierung des Vorderdarms und die Aufnahme größerer Beutetiere assoziiert. Auf den ersten Blick scheint das in Abschnitt 2 entwickelte Bild der Stammart der Nemertinen nicht mit diesem Merkmalsmuster überein zu stimmen: Körper mehrere Zentimeter groß, Aufnahme großer Beutetiere aber einfach gestalteter Vorderdarm. Übereinstimmung kann aber erzielt werden, wenn man den Scheidenrüssel als funktionelles Äquivalent für die von AX (1984) postulierte Verkomplizierung des Vorderdarms heranzieht.

Dies wird durch den annähernd kreisrunden Körperquerschnitt und das Fehlen umfangreicher Mesenchym-Kontingente in der Stammart der Nemertinen ergänzt, da diese hierin ebenfalls der turbellariomorphen

Tabelle 1. Vergleich der turbellariomorphen Organisation mit der Nemertinen-Stammart sensu 1. Näherung (Charakterisierung der trubellariomorphen Organisation in Anlehnung an AX, 1984)

	turbellariomorphe Organisation	Stammart der Nemertinen
Körpergröße: zumindest einige Zentimeter (+), einige Millimeter maximal (−)	−	+
Körpergröße der Beutetiere im Vergleich zum Jäger: groß (+), klein (−)	−	+
hydrostatische Organisation des Körpers vorhanden (+) oder fehlend (−)	−	+
Körperwand-Muskulatur stark (+) oder schwach entwickelt (−)	−	+
Gefäßsystem vorhanden (+) oder fehlend (−)	−	+
Lokomotion: ausschließlich Ciliengleiten (−), Ciliengleiten kombiniert mit Peristaltik (+/−)	−	+/-
Körperform (Querschnitt): zylindrisch (−), nicht zylindrisch (+)	−	−
Mesenchym gering (−) oder stark entwickelt (+)	−	−
Vorderdarm einfach (−) oder kompliziert gestaltet (+)	−	−

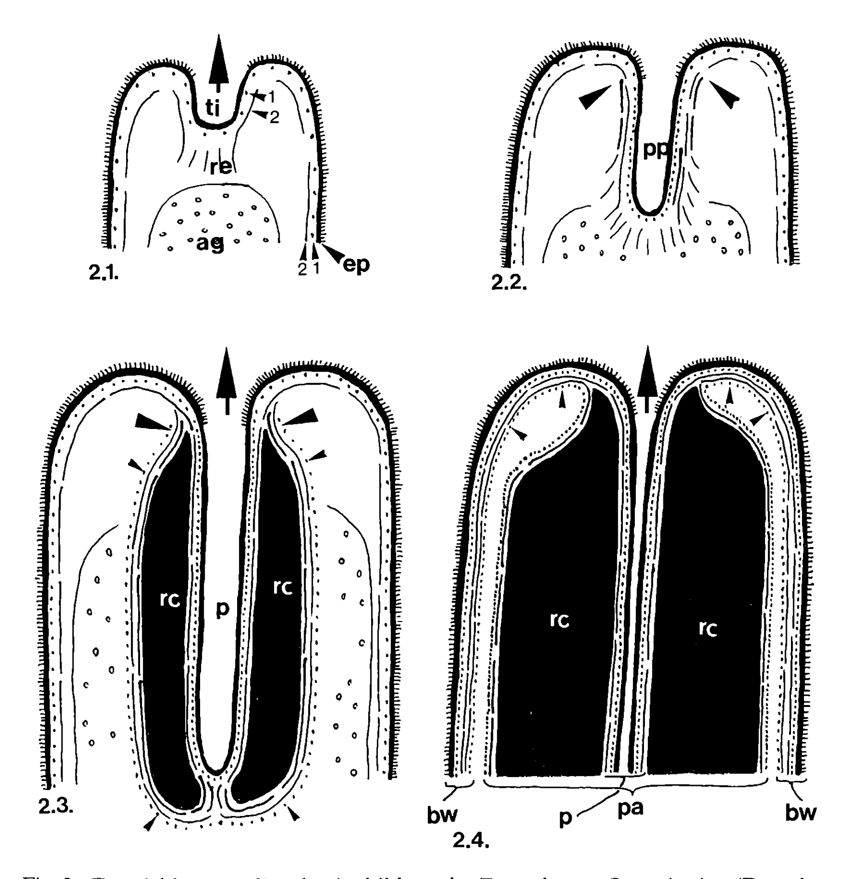


Fig. 2. Entwicklungsstadien der Ausbildung der Zentralraum-Organisation (Dorsalansicht des Körper-Vorderendes): **2.1** Turbellariomorphe Ausgangsorganisation mit terminaler Invagination der Körperwand (Pfeil: symbolisiert die Richtung der Ausstülpung der Invagination; Pfeilspitze 1: Körperwand-Ring-Muskelschicht; Pfeilspitze 2: Körperwand-Längs-Muskelschicht); **2.2** terminale Invagination (Pre-Proboscis) angewachsen; Wachstum des Körpers und Stärkung Körperwand-Muskulatur setzt ein (Pfeilspitzen weisen auf die Vorderenden der bevorstehenden Spaltung der Wand des Pre-Proboscis hin); **2.3** Spaltung der Wand des Pre-Proboscis in Rüssel und Rüsselscheide eingetreten (kleine Pfeilspitzen: neue Ring-Muskelschicht der Rüsselscheide; große Pfeilspitzen: Ort der Vereinigung des Rüssels und der Rüsselscheide; Pfeil: wie in 2.1.); **2.4** Zentralraum-Organisation etabliert: Rhynchocoel und Körperwand funktionell gekoppelt (enge topographische Beziehung!) Muskulatur der Rhynchocoel-Wand schwach entwickelt; Körperwand-Muskulatur durch innere Ring-Muskelschicht verstärkt (Pfeilspitzen) (Pfeil: wie in 2.1). *ag* Vorderende des Darms, *bw* Körperwand, *p* Rüssel, *pa* Rüsselapparat, *pp* Pre-Proboscis, *r* Retraktormuskel, *rc* Rhynchocoel, *ti* terminale Invagination

Organisation entspricht (vgl. AX 1984, sowie Tab 1). Der Scheidenrüssel ist daher von besonderem Interesse.

Wie bereits erwähnt entwickelte sich der Scheidenrüssel phylogenetisch aus einer terminalen Invagination der Körperwand (= Pre-Proboscis) (Fig. 2; GIBSON 1972, WIJNHOFF 1914). Von den Turbellaria sind analoge (innerhalb dieses Taxons mehrfach entstandene) Bildungen bekannt (RIEGER et al. 1991), wobei RIEGER (1974: 50) zur Funktion des Rüssels in kytorhynchiden Turbellarien schreibt: „The sensory function, which might have been the primary one, is changed more and more to that of a glandular-muscular organ most probably used in prey capture“.

Aufgrund obiger Aussagen kann die Ausbildung dieser terminalen Invagination bei den Vorfahren der Nemertinen als Auslöser für die Aufnahme größerer Beutetiere, wie auch der Zunahme der Körpergröße verstanden werden. Dieser Prozeß kann im Sinne einer positiven Rückkoppelung seinerseits als Auslöser für das Wachstum der terminalen Invagination angesehen werden.

Hierbei ist zu beachten, daß der Pre-Proboscis zunächst auf den Bereich des Körpervorderendes beschränkt gewesen sein wird, wie dies von den rezenten Turbellarien bekannt ist. Der Rüsselapparat der Stammart der Nemertinen reicht aber zumindest in die Mitteldarmregion zurück (vgl. oben), wobei der Rüssel dementsprechend groß ist, also nicht mehr alleine im Körpervorderende untergebracht werden kann. Der Rüssel der Stammart der Nemertinen hat zweifelsfrei jene kritische Größe überschritten, ab der aus mechanischen Gründen entweder der gesamte Wachstumsprozeß zum stoppen kommen muß, oder aber erst aufgrund flankierender Änderungen fortgesetzt werden kann. Eine hydrostatische Rüsselscheide entspricht einer solchen flankierenden Änderung. Sie nimmt den invaginierten Rüssel auf, und ermöglicht die (mechanisch gesehen) problemlose Ausstülpung des Rüssels.

Wie bereits erwähnt zeigt die Anatomie der rezenten Nemertinen, daß das Rhynchocoel als Spaltprodukt der Wand des Pre-Proboscis zu verstehen ist (Fig. 2), derart, daß die Muskulatur des Rüssels dem distalen Teil der Wand des Pre-Proboscis entspricht, die Rhynchocoel-Wand aber dessen proximalen Teil (WIJNHOFF 1914).

Hieran gilt es zu beachten, daß diese Spaltung innerhalb der Längs-Muskelschicht des Pre-Proboscis erfolgt, so daß die entstehende Rhynchocoel-Wand zunächst lediglich über Längs-Muskelfasern verfügt (die Ring-Muskelschicht der Körperwand fällt dem Rüssel zu). Aus funktionellen Gründen kann daher von einem Mangel an einer Ring-Muskelschicht gesprochen werden (vgl. CLARK 1964), deren Ausbildung somit einen Selektionsvorteil darstellt.

Tabelle 2. Vergleich der Alternativen 1 (Zentralraum nich vorhanden) und Alternative 2 (Zentralraum vorhanden); Alternative 1 entspricht weitestgehend der „abgeleitet turbellariomorphen Organisation“ (Hauptunterschied: Alternative 1 besitzt einen Rüsselapparat anstatt eines verkomplizierten Vorderdarms; siehe Text)

	Alternative 1	Alternative 2
Körpergröße: zumindest einige Zentimeter (+), einige Millimeter maximal (−)	+	+
abgeleitete Strukturen zur Überwältigung der Beutetiere vorhanden (+) oder fehlend (−)	+	+
Mesenchym gering (−) oder stark entwickelt (+)	+	−
Körperwand-Muskulatur stark (+) oder schwach entwickelt (−)	+	−
Körperform (Querschnitt): dorsoventral abgeflacht (+), zylindrisch (−)	+	−
Muskulatur der Rhynchocoel-Wand stark (+) oder gering entwickelt (−)	+	−
Gefäßsystem vorhanden (−) oder Zirkulation in lakunären Räumen (+)	+	−
Mitteldarm bildet Gastrovascularsystem aus (+) oder nicht (−)	+	−
Exkretionsapparat im gesamten Körper vorhanden (+) oder auf bestimmte Bereiche eingeschränkt (−)	+	−

Mit dem Auftreten dieser Muskelschicht ist der postseptale Rüsselapparat ausgebildet, wie er für die Stammart der Nemertinen zu rekonstruieren ist, nicht aber die Zentralraum-Organisation. Diese folgt auch nicht notwendig aus der Bildung des Scheidenrüssels, da zumindest zwei Alternativen für den weiteren Wandel vorliegen (vgl. Tabelle 2):

Alternative 1:
Hauptcharakteristikum: der Scheidenrüssel bleibt funktionell unabhängig von der Körperwand-Muskulatur. Dies bedeutet, daß eine abgeleitet-turbellariomorphe Organisation auftreten wird, die auf die Nutzung großer Beutetiere ausgerichtet ist (vgl. Tabelle 2), wie sie analog von großen Turbellarien bekannt ist. Diese Alternative führt nicht zur Stammart der Nemertinen, da die hydrostatische Organisation auf ein Organ beschränkt bleibt.

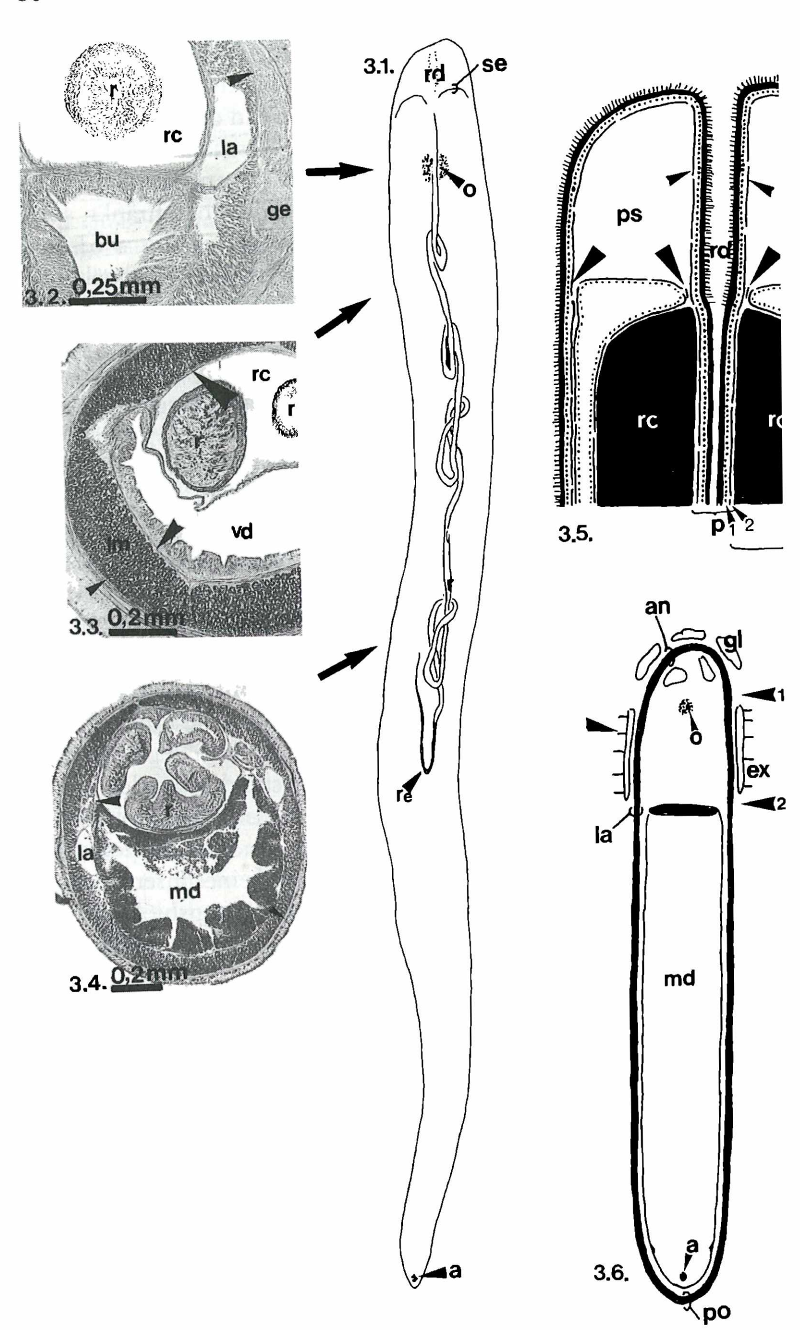
Alternative 2:
Hauptcharakteristikum: funktionelle Koppelung des Scheidenrüssels und der Körperwand-Muskulatur. Die Funktion der Ausstülpung des

Rüssels geht auf die Körperwand-Muskulatur über. Hiermit mag in Zusammenhang gebracht werden, daß Körperwand-Muskulatur aufgrund des Anwachsens der absoluten Körpergröße in einem Prozeß der Stärkung ist. Die funktionelle Koppelung beider Organe wird zugleich zum Auslöser für eine Neuorganisation des gesamten Bauplans: Die hydrostatische Organisation bleibt nicht auf ein Organ beschränkt, sondern wird maßgebend für den gesamten Körper. Begünstigt wird dies durch die von der turbellariomorphen Organisation ererbte annähernd zylindrische Körperform, den einfachen zylindrischen Darmtrakt und die gering entwickelten Mesenchym-Kontingente (vgl. Tabelle 1). Diese Alternative führt versus Alternative 1 zur Zentralraum-Organisation, wie sie für die Stammart der Nemertinen zu veranschlagen ist (vgl. Fig. 2 und 3).

Welche Konsequenzen ergeben sich aufgrund Alternative 2 für die Muskulatur? Zunächst ist evident, daß die Anwesenheit einer eigenen Muskulatur der Rhynchocel-Wand verständlich wird (versus Coelomata-Theorie), da die Einbeziehung der Körperwand-Muskulatur in die Ausstülpung des Rüssels erst bei bereits existierendem Scheidenrüssel erfolgt. Zugleich ist der Scheidenrüssel ein Derivat der Körperwand, die zudem in einem Prozeß der Stärkung ist, der gerade durch die Etablierung der Zentralraum-Organisation einen neuen Impuls bekommen haben wird. Dies berechtigt vernünftiger Weise zu der Theorie, daß die innere Ring-Muskelschicht der Körperwand als Derivat der im Bereich der Rhynchocoel-Wand neu aufgetretenen Ringmuskulatur verstanden werden kann. Die Stärkung der Körperwand-Muskulatur basiert also nicht nur auf der Stärkung der existierenden Muskelschichten, sondern bezieht die Möglichkeiten einer neuen Muskelschicht im Bereich eines ihrer Derivate mit ein. Obschon für diese Theorie keine entwicklungsbiologischen Hinweise angeführt werden können, erklärt sie auf einsichtige Weise die Verhältnisse in der Stammart der Nemertinen.

Alternative 2 provoziert folgendes Problem: Aufgrund funktioneller Zwänge verhindert die Etablierung der primär mehr oder weniger geschlossenen Zentralraum-Organisation (Leisten primär gering entwickelt; vgl. oben) die Bildung eines Gastrovascularsystems, wie auch, daß der Exkretionsapparat im gesamten Körper vorliegt (vgl. Fig. 3.6 und Tabelle 2). Dies bedeutet, daß der resorbierende Darmabschnitt und die der Osmoregulation und Exkretion dienenden Organe physiologisch nicht mit dem gesamten, größer werdenden (!) Körper in Verbindung stehen (vgl. SENZ 1995).

Alternative 2 kann daher nur dann verwirklicht worden sein, wenn dieses Problem umgehend eine Lösung erfahren hat. Diese Lösung liegt in Form des Gefäßsystems vor, das die einzelnen Regionen des Körpers


3.1.
rd
se
o
re
a
3.2.
r
rc
la
ge
bu
0,25mm
3.3.
rc
r
vd
lm
0,2mm
3.4.
la
md
0,2mm
3.5.
ps
rd
rc
p
1
2
3.6.
an
gl
1
o
ex
2
la
md
a
po

miteinander verbindet, ohne aufgrund seiner endothelialen Umkleidung die hydrostatische Organisation zu beeinträchtigen. Es ist daher davon auszugehen, daß mittels Synthecocoelie das Gefäßsystem aus dem spärlich vorhandenen Mesenchym entstanden ist.

Inwieweit die Ausbildung des Gefäßsystems auch mit dem Einwegdarm der Nemertinen zusammenhängt kann nicht entschieden werden, da dem Autor keine Aussagen bezüglich des Zeitpunktes der Etablierung des Anus möglich sind.

Unabhängig hiervon wird nicht vertreten, daß das Gefäßsystem entstanden ist, *um* Alternative 2 verwirklichen zu können, da dies teleologisches Denken bedeuten würde. Vielmehr wird ausgesagt, daß die Möglichkeit der Etablierung der Zentralraum-Organisation verwirklicht werden konnte, da es zur Bildung des Gefäßsystems gekommen ist.

Nun gilt es den preseptalen Bereich (Fig. 3.5) in die Diskussion einzubeziehen. STIASNY-WIJNHOFF (1923a,b, 1936) vertritt die Meinung, daß das precerebrale Septum des Rüsselapparates die Lage des Körper-Vorderendes der Vorfahren der Nemertinen bezeichnet, wie auch, daß sich der preseptale Raum gebildet hat, *um* Platz zu schaffen für Sinnesorgane. FRIEDRICH (1935) stimmt mit STIASNY-WIJNHOFF bezüglich der Lageverhältnisse überein, lehnt aber STIASNY-WIJNHOFFS Begründung für die Ausbildung des Preseptalraumes als finalistisch ab.

◄———

Fig. 3. Schematische Darstellung der Stammart der Nemertinen (soweit für Text relevant): **3.1** Schema einer ganzen Nemertine; **3.2–3.4** *Tubulanus* sp.: **3.2** Bereich der Mundöffnung, **3.3** Vorderdarmbereich, **3.4** Mitteldarmbereich (beachte: Körperwand-Muskulatur dreischichtig, Rhynchocoel-Wand dünn, einfacher Darmtrakt, die drei Organe liegen einander eng an – Zentralraum geschlossen; Pfeilspitze in 3.2, mittlere Pfeilspitze in 3.3 und große Pfeilspitze 3.4: innere Ring-Muskelschicht, kleine Pfeilspitze in 3.3 und 3.4: äußere Ring-Muskelschicht, große Pfeilspitze in 3.3: Rhynchocoel-Wand und innere Ring-Muskelschicht); **3.5** Schema der Muskelanordnung (vordere Kopfmuskulatur nicht eingezeichnet) und des Rüsselapparates in der Stammart der Nemertinen (Körper-Vorderende, Dorsalansicht): im Unterschied zu der in 2.4 dargestellten Situation ist der Preseptalraum ausgebildet (die großen Pfeilspitzen zeigen die Endpunkte jener Spaltung an, die zur Bildung des Preseptalraumes führt; kleine Pfeilspitzen: Muskulatur des Rhynchodaeums; Pfeilspitzen 1 – 3: bezeichnen die einzelnen Muskelschichten der Körperwand und ihre Derivate im Rüsselapparat); **3.6** Schematische Darstellung des Gefäßsystems und der mit ihm assoziierten Organe (vgl. Text) (Pfeilspitze 1: Lage des Septums; Pfeilspitze 2: Lage des Vorderdarm-Hinterendes; Pfeilspitze: einer der Ausführgänge des Exkretionsapparates). *a* Anus, *an* vordere Kommissur des Gefäßsystems, *bu* Mundhöhle, *bw* Körperwand, *ex* Exkretionsapparat, *ge* Gehirn, *gl* Kopfdrüse, *la* Seitengefäß, *lm*: Längs-Muskelschicht der Körperwand, *m* Mitteldarm, *md* Darmtrakt, *o* Mundöffnung, *pa* Rüsselapparat, *po* posteriore Kommissur des Gefäßsystems, *ps* Preseptalbereich, *r* Rüssel, *rc* Rhynchocoel, *rd* Rhynchodaeum, *re* Retraktormuskel, *se* Septum des Rüsselapparates, *vd* Vorderdarm

Der Preseptalraum setzt sich zusammen aus der Körperwand (exkl. proximaler Teil der Längs-Muskelschicht, bildet das Septum, und der inneren Ring-Muskelschicht), Mesenchym, Rhynchodaeum, Gefäßen und der Kopfdrüse (vgl. SENZ 1993e, 1994). Hinweise dafür, daß im Preseptalraum der Stammart der Nemertinen auch Sinnesorgane auftreten, existieren nicht. Alle genannten Strukturen, abgesehen von der Kopfdrüse, liegen im Preseptalraum in Folge dessen Existenz, begründen aber nicht, wieso es hierzu gekommen ist.

Bei *Procephalothrix spiralis* COE, 1930 (Palaeonemertini) ist die Kopfdrüse Teil des osmoregulatorischen Apparates. Sie gibt Substanzen in das Gefäßsystem ab "where they constitute a factor (. .) or carrier which affects osmotic and ionic regulatory mechanisms at the integument, nephridia and gut" (FERRARIS 1979: 465). In *Callinera* und *Carinesta* PUNNETT, 1900 (Palaeonemertini) herrschen zwischen der Kopfdrüse, den Kopfnerven und dem Gefäßsystem ganz ähnliche topographische Beziehungen wie in *Procephalothrix spiralis* (vgl. BERGENDAL 1902, WIJNHOFF 1910). Hieraus soll geschlossen werden, daß der neuroglanduläre Komplex in diesen beiden Gattungen ebenfalls in die Osmoregulation involviert ist. Weiters fehlen in den genannten Taxa Cerebralorgane, die ebenfalls in die Osmoregulation involviert sein können (FERRARIS 1985). Die Cerebralorgane sind wahrscheinlich innerhalb der Nemertinen mehrfach entstanden (STIASNY-WIJNHOFF 1936).

Die Kopfdrüse ist in den genannten Palaeonemertinen also auf einen bestimmten Bereich des Körpers eingeschränkt, zugleich aber, wie nötig, mittels Gefäßsystem physiologisch mit dem ganzen Körper verbunden. Zudem fehlt im Preseptalbereich aufgrund der gering entwickelten Körperwand-Muskulatur die Zentralraum-Organisation (vgl. SENZ 1993e, 1995). Faßt man diese Angaben zusammen, so zeigt sich, daß der Preseptalraum als Leiste zu interpretieren ist: Er ermöglicht die Lagerung des osmoregulatorischen Apparates (bzw. eines Teiles davon), ohne daß die Zentralraum-Organisation beeinträchtigt wird. Ob das Septum hierbei die Lage des Körper-Vorderendes der Vorfahren der Nemertinen anzeigt, oder aber aus dieser Lage nach hinten gewandert ist, dies kann im Rahmen dieser Arbeit nicht entschieden werden.

In einigen Palaeonemertinen ist die Kopfdrüse auf die Epidermis und die Wand des Rhynchodaeums beschränkt (SENZ 1994). Aufgrund obiger Ausführungen muß dies als sekundäres Merkmal gelten.

4. Schlußbetrachtung

Faßt man die gebrachten Ausführungen zusammen, so kann die Phylogenese der Nemertinen in folgende Schritte unterteilt werden:

1. Anwachsen der Körpergröße und des Pre-Proboscis und Aufnahme größerer Beutetiere. Dieser linear ablaufende Vorgang geschieht bis zu jenem Punkt, an dem ohne flankierende Maßnahme ein weiteres Wachstum des Pre-Proboscis aus mechanischen Gründen nicht möglich ist. An diesem Punkt kommt es zur Bildung des Scheidenrüssels, der eine Fortsetzung des bisherigen Prozesses erlaubt, ohne daß die turbellariomorphe Organisation verlassen würde. Dies zeigt die Möglichkeit der Alternative 1, die eine abgeleitet-turbellariomorphe Organisation darstellt. Diese Interpretation der tubellariomorphen Organisation würde im Falle einer Analyse des Stammbaumes der Turbellaria nicht notwendig Gültigkeit besitzen. Dies deshalb, da „turbellariomorphe Organisation" in diesem Fall anhand von Merkmalen der einzelnen Turbellaria in einer Art präzisiert werden müßte, die für vorliegende Arbeit ohne Bedeutung bleiben.
2. Die Ausbildung des Scheidenrüssels entspricht einem Bifurkationspunkt, der aufgrund der funktionellen Koppelung des Scheidenrüssels mit der Körperwand-Muskulatur zu einem dissipativen Akt führt.
3. Der dissipative Akt bedeutet, daß der gesamte Bauplan eine hydrostatische Organisation erhält, bzw. die funktionell mit der entstandenen Zentralraum-Organisation verknüpften Merkmale sich den daraus resultierenden Zwängen unterordnen. Dies muß zudem schnell vor sich gegangen sein, wie sich vor allem an der a priori gegebenen Notwendigkeit der Ausbildung eines Gefäßsystems und der mit diesem assoziierten Organe zeigt.
4. Die Ausbildung der neuen Systemeinheit, also der Bauplan der Stammart der Nemertinen, ist abgeschlossen. Das Tempo des evolutiven Wandels wird geringer. Indiz hierfür ist die Dominanz des Grundmusters des Bauplans der Nemertinen innerhalb der als basal einzustufenden Nemertinen (Tubulanidae, Cephalothricidae; die Änderungen betreffen primär die Lage des Nervensystems, die Kopfdrüse und die Bildung von Cerebralorganen, sowie die innere Ring-Muskelschicht).

Diese Abfolge der Ereignisse zeigt prinzipiell die Charakteristika eines selbstorganisierenden (und -erhaltenden) Prozesses, als welcher der evolutive Wandel in Abschnitt 1 bezeichnet worden ist.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, daß aufgrund des gegenwärtigen Kenntnisstandes ein biologisch sinnvolles Modell der Ableitung der Nemertinen aus einem turbellariomorphen Niveau angeboten werden kann. Dieses Modell ist als jener erste Schritt der Analyse der stammesgeschichtlichen Herkunft der Nemertinen zu verstehen, der in Abschnitt 1 in Aussicht gestellt worden ist (vgl. zudem Beginn von Abschnitt 2).

Danksagung

Für die hilfreiche Durchsicht des Manuskripts möchte ich mich bei Prof. Dr. Luitfried v. Salvini-Plawen (Wien) und Dr. Janet Moore (Cambridge) bedanken.

Literatur

ALBERCH P.: The generative and regulatory role of development in evolution. In: MOSSAKOWSKI, D. & ROTH, G. (eds.): Environmental Adaptation and Evolution, (1982a) 19–36. Stuttgart, New York (Fischer).

ALBERCH P.: Developmental constraints in evolutionary processes. In: Bonner, J.T. (ed.): Evolution and Development, (1982b) 313–332. Berlin, Heidelberg, New York (Springer).

AX P.: Das phylogenetische System. (1994) 349S. Stuttgart, New York (Fischer).

BARTOLOMAEUS T.: Ultrastructure and development of the protonephridia of *Lineus ruber* (Nemertini). Microfauna marina 2, (1985) 61–83.

BARTOLOMAEUS T.: No contact between the excretory system and the circulatory system in *Prostomatella arenicola*. Hydrobiologia 156, (1988) 175–181.

BARTSCH I.: Zur Nahrungsaufnahme von *Tetrastemma melanocephalum* (Nemertini). Helgoländer wiss. Meeresunters. 25, (1973) 326–331.

BARTSCH I.: Nahrung und Nahrungsaufnahme in zwei Schnurwurm-(Nemertini-) Arten. Mikrokosmos 1, (1975) 16–19.

BERGENDAL D.: Über ein paar sehr eigenthümliche nordische Nemertinen. Zool. Anz. 23, (1900) 313–328.

BERGENDAL D.: Über die Nemertinengattung *Callinera* Bergendal. V. Intern. zool. Kongreß Berlin, (1902) 739–749.

BONIK K. GRASSHOFF M & GUTMANN W.F.: Die Evolution der Tierkonstruktionen IV. Nat. Mus. 106, (1976) 303–316

BRINKMANN A.: Die pelagischen Nemertinen. Berg. mus. skr. 3, (1917) 1–194.

BRINKMANN A.: *Gononemertes parasita* und ihre Stellung im System. Nytt Mag. Naturvid. 65, (1927) 57–81.

BROOKS D. R. & WILEY E.O.: Evolution as Entropy. (1986) 335 S. Chicago (Univ. Press).

BÜRGER O.: Die Nemertinen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Flora Fauna Neapel 22, (1895) 1–743.

BÜRGER O.: Nemertini.-In: Bronn, H.G. (Hrsg.): Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs 4, (1897–1907) 1–542.

CEDHAGEN T. & SUNDBERG P.: A previously unrecognized report of a nemertean in the literature. Arch. nat. Hist. 13, (1986) 7–8.

CHEVERUD J. M.: Developmental integration and the evolution of pleiotropy. Amer. Zool. 36, (1996) 44–50.

CLARK R. B.: Dynamics in Metazoa Evolution. (1964) 313 S. Oxford (Clarendon Press).

COE W. R.: Nemerteans of the West and Northwest Coast of America. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. 47, (1905) 1–319.

COE W. R.: Adaptations of the bathypelagic Nemerteans. Amer. Nat. 61, (1927) 345–353.

COE W. R.: Bathypelagic nemertineans of the Pacific ocean. Bull. Scripps Inst. Oceanogr. 6, (1954) 225–285.

DEJONG G. & SCHARLOO W.: Introduction: The place of population genetics in evolutionary biology. In: deJong, G. (ed.): Population genetics and evolution, (1988) 1–11. Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo (Springer).

DIESING C. M.: Systema helminthum, Vol. 1. (1850) 679 S. Wien (Braumüller).

EGGERS F.: Zur Bewegungsphysiologie von *Malacobdella grossa* (Müll). Z. wiss. Zool. 147, (1935) 101–131.

FERRARIS J. D.: Histological study of the secretory structures of nomerteans subjected to stress, III. Cephalic glands. Gen. Comp. Endocer. 39, (1979) 451–466.

FERRARIS J. D.: Putative neuroendocrine devices in the Nemertina. An overview of structure and function. Amer. Zool 25, (1985) 73–85.

FRIEDRICH H.: Vergleichende Studien zur Bewegungs- und Nervenphysiologie bei Nemertinen. Zool. Jb. allg. Zool. 52, (1933) 537–560.

FRIEDRICH H.: Studien zur Morphologie, Systematik und Ökologie der Nemertinen der Kieler Bucht. Arch. Naturgesch. 4, (1935) 293–375.

FRIEDRICH H.: Zur Morphologie des Vorderdarmes der monostiliferen Hoplonemertinen. Veröff. Inst. Meeresforschung, Bremerhaven 4, (1956) 45–53.

GIBSON R.: Studies on the biology of the entocommensal rhynchocoelan *Malacobdella grossa*. J. mar. biol. Ass. UK 48, 1968 637–656.

GIBSON R.: Nemerteans. (1972) 224 S. London (Hutchinson).

GIBSON R.: A new species of commensal hoplonemertean from Australia. Zool. J. Linn. Soc. 55, (1974) 247–266.

GIBSON R.: Evolutionary relationships between mono- and polystiliferous hoplonemerteans: *Nipponnemertes* (Cratenemertidae), a „missing link" genus? Hydrobiologia 156, (1988) 61–74

GIBSON R. & JONES J. B.: A new species of *Carcinonemertes* (Nemertea: Enopla: Carcinonemertidae) from the egg masses of *Naxia aurita* (Latreille) (Decapoda: Brachyura: Majidae) collected in the Albany region of Western Australia. In: Wells, F. E., Walker, D. I., Kirkman, H. & Lethbridge, R. (eds.): Proceedings of the third international marine biological Workshop: marine flora and fauna of Albany, Western Australia 1, (1990) 195–220. Perth (Western Australian Museum Perth).

GREENE S. C.: Dietary and phenotypic diversity in Lizards: Why are some organisms specialised? In: Mossakowski, D. & Roth, G. (eds.): Environmental Adaptation and Evolution, (1982) 107–128. Stuttgart, New York (Fischer).

HAMBURGER V.: Embryology and the modern synthesis in evolutionary theory. In: Mayr, E. & Provine W. B. (eds.): The Evolutionary Synthesis, (1980) 97–111. Cambridge (Univ. Press).

HERTWIG O. & HERTWIG R.: Die Coelomtheorie, ein Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jen. Z. 15, (1882) 1–150.

HO M.-W. & SAUNDERS P. T.: Beyond Neo-Darwinism – an epigenetic approach to evolution. J. theor. Biol. 78, (1979) 573–591.

HUMES A. G.: The morphology, taxonomy, and bionomics of the genus *Carcinonemertes*. III. Biol. Monogr. 18, (1942) 1–105.

IWATA F.: On the brakish water nemerteans from Japan provided with special circulatory and nephridial organs useful for osmoregulation. Zool. Anz. 184, (1970) 133–144.

IWATA F.: Foregut formation of the nemerteans and its role in nemertinean systematics.- Amer. Zool 25, (1985) 23–36.

IWATA F.: *Paralineopsis taki* gen. et spec. nov., a littoral heteronemertean from Japan, provided with special proboscideal, circulatory and sensory organs of significance to nemertean systematics. Hydrobiologia 266, (1993) 185–201.

JENNINGS J. B. & GIBSON R.: Observation on the nutrition of seven species of rhynchocoelan worms. Biol. Bull. 136, (1969) 405–433.

JESPERSEN A. & LÜTZEN J.: Ultrastructure and morphological interpretation of the circulatory system of nemerteans (Phylum Rhynchocoela). Vid. Medd. Dansk nat. For. 147 (1988a), 47–66.

JESPERSEN A. & LÜTZEN J.: The fine structure of the protonephridial system in the land nemertinean *Pantinonemertes californiensis*. (Rhynchocoela, Enopla, Hoplonemertini). Zoomorphology 108, (1988b) 69–75.

KEFERSTEIN W.: Untersuchungen über niedere Seethiere. Z. wiss Zool. 12,(1862) 51–90.

KLINE D., JAFFE L. & TUCKER R.: Fertilization potential and polyspermy preventation in the egg of the nemertinean *Cerebratulus marginatus*. J. exp. Biol. 236, (1985) 45–52.

KRÜGER F.: Physik und Evolution. (1984) 186 S. Berlin, Hamburg (Parey).

MCDERMOTT J. & GIBSON R.: *Carcinonemertes pinnotheridophila* sp. n. (Nemertinea, Enopla, Carcinonemertidae) from the branchial chambers of *Pinnixa chaetopterama* (Crustacea, Decapoda, Pinnotheridae): description, independence and biological relationships with the host. Hydrobiologia 266, (1993): 57–80

MCDERMOTT J. & SNYDER R. L.: Food and feeding behaviour of the hoplonemertean *Oerstedia dorsalis*. Hydrobiologia 156, (1988) 47–51.

MOORE J. & GIBSON R.: The evolution and comparative physiology of terrestrial and freshwater nemertineans. Biol. Rev. 60, (1985) 257–312.

MüLLER G.: *Ototyphlonemertes antipai* n. sp., ein neues Mitglied des mediolitoralen Mesopsammals des Schwarzen Meeres. Trav. Mus. Hist. Nat. „Grigore Antipa“ 8, (1968) 343–348.

MURRAY J. D.: A pre-pattern mechanism for animal coat marketings. J. theor. Biol. 88, (1981) 161–199.

NIELSEN C.: Animal phylogeny in the light of the trochaea theory. Biol. J. Linn. Soc. 25, 243–299.

ODELL G., OSTER G., BRUNSIDE B. & ALBERCH, P.: The mechanical basis of morphogenesis. Devel. Biol. 85, (1981) 446–462.

OERSTED A. S. (1844): Entwurf einer systematischen Einteilung und speciellen Beschreibung der Plattwürmer auf mikroskopischen Untersuchungen gegründet., 96 S. Copenhagen (Reitzel).

OSTER G. & ALBERCH P.: Evolution and bifurcation of developmental programs. Evolution 38, (1982) 444–459.

PANTIN C. F. A.: Locomotion in British terrestrial nemertines and planarians: with a discussion of the identity of *Rhynchodemus bilineatus* (Mecznokow) in Britain, and on the name *Fasciola terrestris* O.F.M. Proc. Linn. Soc. 162, (1950) 23–37.

PIANKA E. R. & PARKER W. S.: Ecology of horned lizards: a review with special reference to *Phrynosoma platyrhinos*. Copeia 1975, (1975) 141 162.

REMANE A.: Der Geltungsbereich der Mutationstheorie. Zool. Anz. Suppl. 12, (1939) 206–220.

RENSCH B.: Historical Development of the present Synthetic Neo-Darwinism in Germany. In: Mayr, E. & Provine, W. B., The Evolutionary Synthesis, (1980) 284–303. Cambridge (Univ. Press).

RIEGER R. M.: A new group of turbellaria Typhloplanoida with a proboscis and its relationship to Kalyptorhynchia. In: Riser, N. W. & Morse, M. P. (eds.): Biology of the turbellaria, (1974) 23–62. New York (McGraw-Hill).

RIEGER R. M.: Über den Ursprung der Bilateria: Die Bedeutung der Ultrastrukturforschung für ein neues Verstehen der Metazoaevolution. Verh. Dt. Zool. Ges. 79, (1986) 31–50.

RIEGER R. M., TYLER S., SMITH J. P. S. & RIEGER G. E.: Platyhelminthes: Turbellaria. In: Harrsion, F. W. & Burton, J. B. (eds.): Microscopic Anatomy of Invertebrates, 3, (1991) 7–140. New York, Chicester, Brisbane, Toronto, Singapore (Wiley-Liss).

RIEPEN O.: Anatomie und Histologie von *Malacobdella grossa* (MÜLL.). Z. wiss. Zool. 143, (1993) 323–496.

RISER N. W.: *Arhynchonemertes axi* gen. n., sp. n. (Nemertinea) – an insight into basic acoelomate bilaterian organology. Fortschr. Zool. 36, (1988) 367–373.

RISER N. W.: Speciation and time -relationship of the nemertines to the acoelomate metazoan Bilateria. Bull. Mar. Sci. 45, (1989) 531–538.

RISER N. W.: Observations on the morphology of some North American nemertines with consequent taxonomic changes and a reassessment of the architectonics of the phylum. Hydrobiologia 266, (1993) 141–157.

ROE P.: Ecological implications of the reproductive biology of symbiontic nemerteans. Hydrobiologia 156, (1988) 13–22.

SALTHE S. N.: Development and Evolution - Complexity and change in Biology. (1993) 357S. Cambridge, London (A Bradford Book).

SALVINI-PLAWEN L. v.: On the origin and evolution of the lower metazoa. Z. zool. Syst. Evo.-forsch. 16, (1978) 40–88.

SALVINI-PLAWEN L. v.: Was ist eine Trochophora? Eine Analyse der Larventypen mariner Protostomier. Zool. Jb Anat. Onto. 103, (1980a) 389–423.

SALVINI-PLAWEN L. v.: Phylogenetischer Status und Bedeutung der mesenchymaten Bilateria. Zool. Jb. Anat. Onto. 103, (1980b) 354–373.

SCHULTZE M.: Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien. (1851) 78 S. Greifswald (Koch).

SCHULTZE M.: Zoologische Skizzen. Z. wiss. Zool. 4, (1853) 178–195.

SENZ W.: The phylogenetic origin of the heteronemertean (Nemertini) outer longitudinal muscle layer and dermis. Zool. Anz. 228, (1992a) 91–96.

SENZ W.: *Hubrechtella atypica* sp. n. (Nemertini: Palaeonemertini). Zool. Anz. 229, (1992b) 185–190.

SENZ W.: Gibson's approach to hoplonemertean (Nemertini) phylogeny: an alternative. Zool. Jb. Syst. Ökol. Geogr. 120, (1993a) 309–320.

SENZ W.: Nemertinen europäischer Küstenbereiche (Nebst ergänzenden Angaben zur Anatomie von *Apatronemertes albimaculosa* Wilfert & Gibson, 1974). Ann. Naturhist. Mus Wien 94/95B, (1993b) 47–145.

SENZ W.: New nemerteans from Scilly Islands (Great Britain). Ann. Naturhist. Mus. Wien 94/95B, (1993c) 147–166.

SENZ W.: *Atrionemertes greenlandica* gen. et spec. nov. (Nemertini: Hoplonemertini). Zool. Anz. 231: (1993d) 99–110.

SENZ W.: On the preseptal area in Nemertini: The inner circular muscle layer. Zool. Anz. 231, (1993e) 139–150.

SENZ W.: On the occurrence of the cephalic gland in the epidermis and rhynchodaeal wall in nemerteans. Bonn. zool. Beitr. 45, (1994) 79–86.

SENZ W.: The Zentralraum: An essential character of the nemertean organisation. Zool. Anz. 232, (1995) 76–85.

SENZ W.: On the genus *Minutanemertes* SENZ, 1993 (Nemertini: Hoplonemertini). Ann. Naturhist. Mus. Wien 98B, (1996a) 45–45.

SENZ W.: Eine Untersuchung der Probleme der Heteronemertinen-Systematik, dargestellt anhand von *Lineus bergendali* sp. n., eine neue Heteronemertine (Nemertini: Anopla) aus dem Golf von Triest. Biologia Senckenbergiana 76, (1966b) 197–208.

SENZ W.: Über die Gattung *Valencinura* BERGENDAL, 1902 (Heteronemertini; Nemertini) – nebst Überlegungen zur Bedeutung der phylogenetischen Systematik für die gegenwärtige Klassifikation der Nemertinen. Sitzungsber. Akad. Wien, Naturwiss. Kl. Abt. I. (1996c) 203, 29–49.

SENZ W.: Wiederbeschreibung und taxonomische Diskussion von *Borlasia trilineata* SCHMARDA, 1859 (Heteronemertini – Nemertini). Ann. Naturhist. Mus. Wien 98B, (1996d) 31–43.

SENZ W.: Anmerkungen zur Körperwand-Muskultur der Heteronemertinen (Stamm: Nemertini). Sitzungsber. Akad. Wien, Naturwiss. Kl. Abt. I., (1996e) 203: 15–27.

SENZ W.: (im Druck): Redescription and systematic discussion of *Amphiporus heterophthalmus* (SCHMARDA, 1859) (Nemertini: Hoplonemertini: Monostilifera). Spixiana.

SHUBIN N. H.: The implications of "The Bauplan" for development and evolution of the tetrapod limb. In: Hinchliffe, J. R., Hurle, J. M. & Summerbell. D. (eds.): Developmental patterning of the vertebrate limb, 313–324. New York, London (Plenum Press).

SHUBIN N. H. & ALBERCH P.: A morphogenetic approach to the origin and basic organisation of the tetrapod limb. Evol. Biol. 2, (1986) 319–387.

SIEWING R.: Das Archicoelomata-Konzept. Zool. Jb Anat. Onto. 103, (1980) 439–482.

STIASNY-WIJNHOFF G.: On Brinkmann's system of the nemertea Enopla and *Siboganemertes weberi* n. g. n. sp. Quarterly J. Microscopical Sci. 67, (1923a) 627–669.

STIASNY-WIJNHOFF G.: Die Entstehung des Kopfes bei den Nemertinen. Acta Zool. 4, (1923b) 223–240.

STIASNY-WIJNOFF G.: Die Polystilifera der Siboga-Expedition. Siboga-Expedition Monogr. 22, (1936) 1–214.

SUNDBERG P.: Phylogeny, natural groups and nemertean classification. Hydrobiologia 266, (1993) 103–113.

TURBEVILLE J. MC.: An ultrastructural analysis of Coelomogenesis in the hoplonemertean *Prosorhochmus americanus* and the polychaeta *Magelona* sp. J. Morph. 187, (1986) 51–60

TURBEVILLE J. MC.: Nemertinea. In: Harrison, F. W. & Burton, J. B. (eds.): Microscopiz Anatomy of Invertebrates, 3, (1991) 285–328. Ney York, Chicester, Brisbane, Toronto, Singapore (Wiley-Liss).

TURBEVILLE J. MC., FIELD K. G. & RAFF R. A.: Phylogenetic position of phylum Nemertini from 18SrRNA sequences: Molecular data as test of morphological character homology. Mol. Biol. Evol. 9, (1992) 235–249

TURBEVILLE J. MC. & RUPPERT E. E.: Comparative ultrastructure and the evolution of nemertines. Amer. Zool. 25: 53–71

WAGNER G. P.: On the necessity of the systems theory of evolution and its population biologic foundation: comments on Dr. Regelmann's article. Acta Biotheor. 32, (1983) 223–226

WAGNER G. P.: The influence of variation and of developmental constraints on the rate of multivariate phenotypic evolution. J. Evol. Biol. 1, (1988a) 45–66

WAGNER G. P.: Developmental constraints: the significance of developmental constraints for phenotypic evolution by natural selection. In: deJong, G. (ed.): Population genetics and evolution, (1988b) 222–229. Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo (Springer).

WAGNER G. P.: Homologues, Natural Kinds and the Evolution of Modularity. Amer. Zool. 36, (1996) 36–43.

WIJNHOFF G.: Die Gattung *Cephalothrix* und ihre Bedeutung für die Systematik der Nemertinen. A. Anatomischer Teil. Zool. Jb. Anat. Onto. 30, (1910) 427–534.

WIJNHOFF G.: Die Systematik der Nemertinen. Zool. Anz. 40, (1912) 337–341.

WIJNHOFF G.: Die Gattung *Cephalothrix* und ihre Bedeutung für die Systematik der Nemertinen II. Systematischer Teil. Zool. Jb. Syst. Ökol. Geogr. 34, (1913), 291–320.

WIJNHOFF G.: The proboscidian system in nemertines. Quart. J. Microsc. Sci. 60, (1914), 273–312.

WILFERT M. & GIBSON R.: A new genus of hermaphroditic freshwater heteronemerteans (Nemertea). Z. Morph. Tiere 79, (1974) 87–112.

Anschrift des Verfassers: Dr. W. Senz, Zoologisches Institut, Universität Wien, Althanstraße 14, A-1090 Wien, Österreich.